Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **2**, 1980,
section B, n° 4 : 341-385.

Corrélations entre types stomatiques et types polliniques dans la tribu des Caucalidées (Ombellifères)

par Michel Guyot, Marie-Thérèse Cerceau-Larrival,
Marie-Claire Carbonnier-Jarreau, Lise Derouet et Josette Relot *

Résumé. — L'étude systématique de la tribu des Caucalideae (Umbelliferae) a été entreprise à l'aide des caractères offerts par la Phytodermologie et la Palynologie. Des définitions phytodermologiques et palynologiques au niveau de la tribu, des genres et des espèces sont proposées, ainsi que des séries phylogénétiques établies d'après les caractères des stomates et des pollens. Ce travail, qui privilégie certains caractères, met en évidence le parallélisme existant entre les types stomatiques et les types polliniques, avec, dans les deux cas, l'expression de caractères à l'échelle cellulaire.

Abstract. — The systematic study of the tribe Caucalideae (Umbelliferae) was done by the means of characters given by Phytodermology and Palynology. At the tribe level, genera level and species level, phytodermological and palynological definitions are proposed, as also phylogenetic series established on the characters of stomata of the epidermises and pollen grains. This research, that gives a preferential rank to some characters, shows up the parallelism between stomatical types and palynological types, with the expression of characters at the cellular scale, in the two cases.

A la suite de travaux réalisés séparément (Cerceau-Larrival, 1962 ; Guyot, 1965, 1966), puis en collaboration à partir de 1971 [1], nous avons constaté qu'il existe chez les Ombellifères de remarquables corrélations entre les types polliniques et les types stomatiques. Ces corrélations observées à l'échelle de la famille (Guyot, 1965, 1966) ont été ensuite retrouvées à l'échelle des tribus (Guyot, 1971*a*) du groupe des *Eryngium* (Cerceau-Larrival, 1971*a*, 1973 ; Guyot, 1971*b*) des genres *Tetrataenium* [2], *Heracleum* [2] et *Bupleurum* [2] (Mandenova & coll., 1978 ; Cauwet & coll., 1978) et de l'espèce monotypique *Vanasushava pedata* [2] (Cerceau-Larrival & coll., 1977 ; Guyot, 1978*a*).

Le présente note est le résultat de recherches phytodermatologiques et palynologiques entreprises en commun, dans le cadre de la RCP 286, au niveau d'une tribu, celle des Cau-

* M. Guyot, et J. Relot : *Laboratoire de Biologie cellulaire et végétale, Faculté des Sciences Mirande, 21000 Dijon.*
M.-Th. Cerceau-Larrival, M.-C. Carbonnier-Jarreau et L. Derouet : *CNRS AI 1254, Laboratoire de Palynologie de l'ÉPHÉ, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue de Buffon, 75005 Paris.*

1. Dans le cadre de la RCP 286 : « Recherches multidisciplinaires sur la Systématique des Angiospermes : application aux Ombellifères ».
2. Genres étudiés au cours de la RCP 286.

calideae, à partir de la « check-list »[1] proposée par S. JURY et V. H. HEYWOOD en décembre 1973, aux membres de la RCP 286. La liste des espèces retenues par JURY & HEYWOOD, comme formant l'arrangement le plus naturel et constituant la tribu des Caucalideae (67 espèces, 20 genres), a été établie d'après des observations faites essentiellement sur les fruits (anatomie, morphologie, phytochimie : AL ATTAR, 1974 ; HEYWOOD, 1968 ; MCNEIL *et al.*, 1969; HEYWOOD & DAKSHINI, 1971; CROWDEN *et al.*, 1969; HARBORNE, 1971, 1976; HARBORNE & WILLIAMS, 1972 ; WILLIAMS & HARBORNE, 1972 ; HARBORNE & KING, 1976).

Cette note a également pour but de proposer une discussion, fondée sur des critères d'ordre cellulaire, afin de définir la tribu, le genre, l'espèce au moyen des caractères stomatiques et polliniques, avec la mise en corrélation des données offertes par les poils (trichomes) et la plantule (type cotylédonaire, ontogénie foliaire).

Une remise en cause des classifications établies à l'intérieur de la Famille des Ombellifères a été proposée par l'un d'entre nous (CERCEAU-LARRIVAL, 1962, 1979), et une première révision palynologique de la tribu des Caucalideae au sens Bentham et Hooker, portant sur 38 espèces, a déjà été entreprise (CERCEAU-LARRIVAL, 1965). Ces résultats ont d'ailleurs été confirmés par l'étude des types stomatiques (GUYOT, 1965, 1966, 1971*a* et *b*).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'originalité du travail réalisé repose essentiellement sur le fait que ce sont les mêmes échantillons qui ont servi à faire les prélèvements de pollen et d'épiderme. Ces échantillons, pour la très grande majorité, proviennent des Herbiers du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, des collections de Kew et de celles du Département des Sciences des Plantes de l'Université de Reading ; un certain nombre de spécimens frais, cultivés dans les serres du Laboratoire d'Écologie générale du Muséum à Brunoy, ont également été étudiés.

Les techniques d'étude de Palynologie et de Phytodermologie ont déjà été exposées dans nos précédents travaux (CERCEAU-LARRIVAL, 1962, 1971*b* ; CERCEAU-LARRIVAL et coll., 1970 ; GUYOT, 1966). Elles sont aujourd'hui classiques et il n'est pas nécessaire de nous y attarder.

Il paraît, par contre, important de revenir sur les définitions que nous utilisons pour décrire les pollens et les stomates.

— Dans la Famille des Ombellifères, cinq types polliniques fondamentaux ont été établis (d'après le contour interne de l'endexine, en coupe optique méridienne), et mis en série phylétique : le type subrhomboïdal Rh → le type subcirculaire C → le type ovale O → le type subrectangulaire Rg → le type équatorialo-constricté E (CERCEAU-LARRIVAL, 1959, 1962, 1967, 1971*b*) (cf. tabl. I).

Cette série phylétique a été confirmée par différents tests de méthodologie (RCP 286), par des observations ultrastructurales et ontogéniques (CERCEAU-LARRIVAL, 1979 ; CERCEAU-LARRIVAL & ROLAND-HEYDACKER, 1976, 1978 ; ROLAND-HEYDACKER & CERCEAU-LARRIVAL, 1978), par la biogéographie (CERCEAU-LARRIVAL, 1968, 1973, 1974), par la découverte

1. Voir cette check-list en annexe, elle a également été reprise par S. JURY dans sa Thèse de Dr en Ph. (1978*a*).

TABLEAU I. — Types polliniques rencontrés chez les Caucalideae.

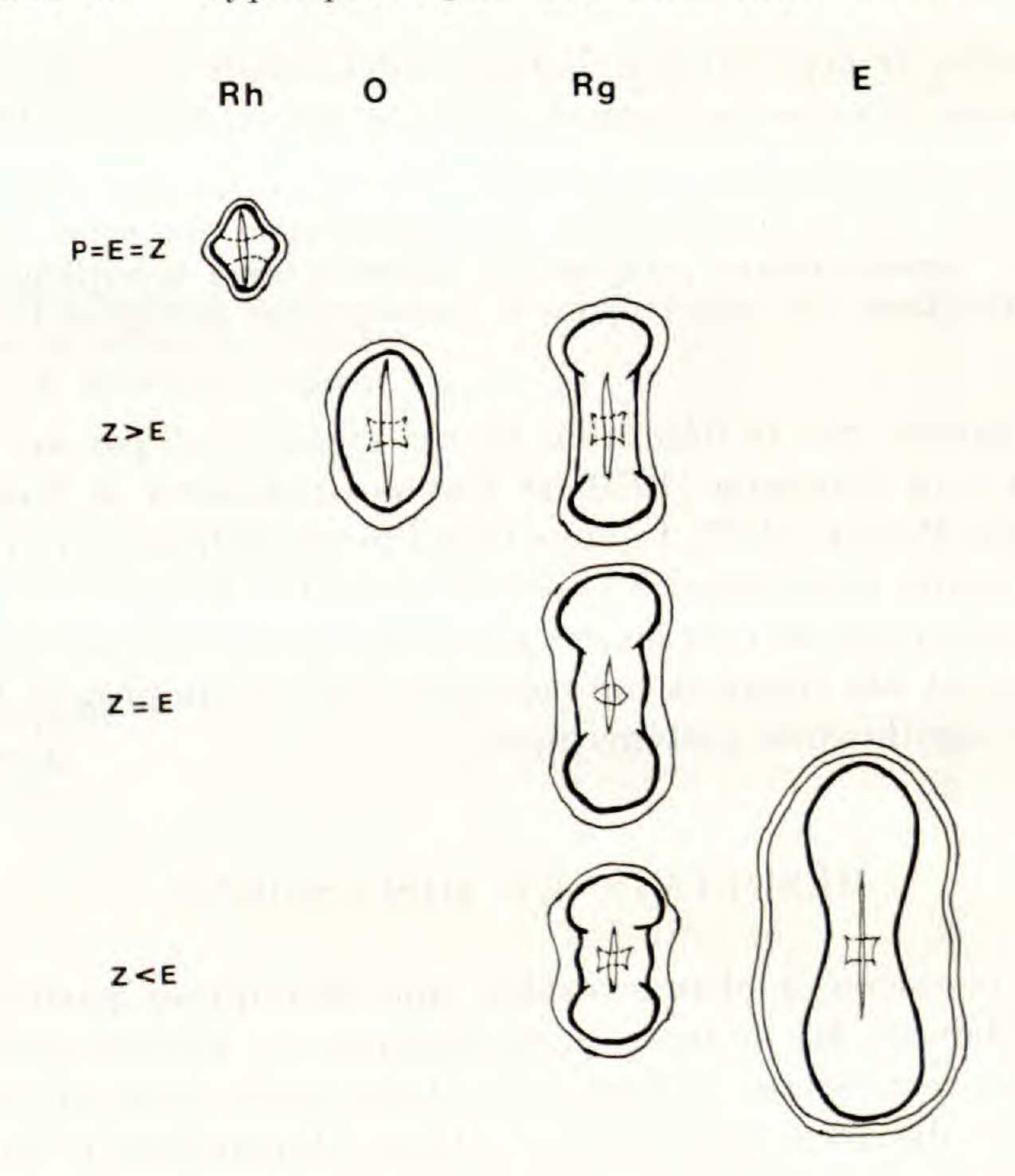
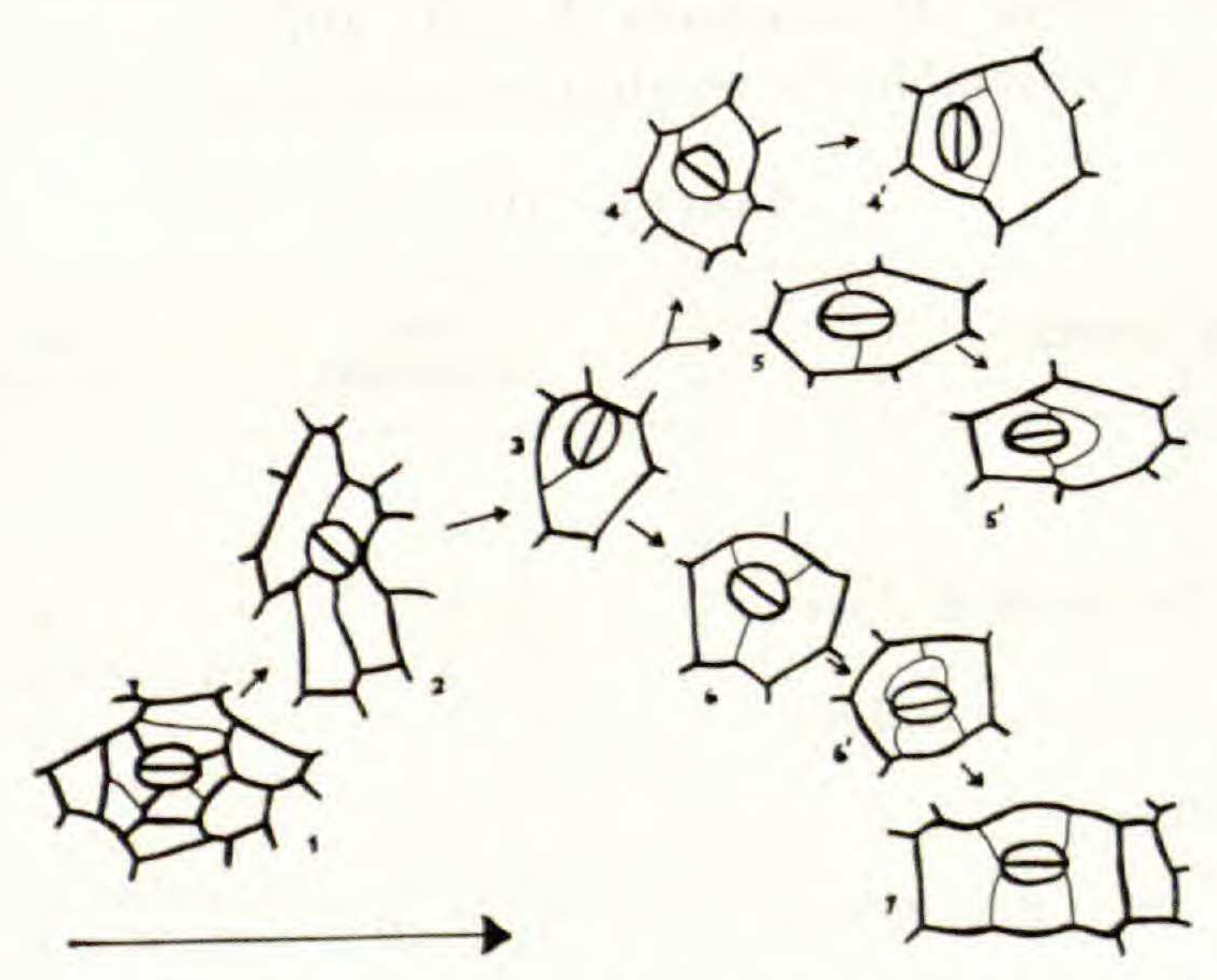


TABLEAU II. — Relations phylogéniques des divers types de stomates rencontrés chez les Ombellifères.



Les différents types de stomates sont représentés schématiquement : 1, stomate anomocytique périgène ; 2, stomate anomocytique mésopérigène ; 3, stomate anisocytique mésopérigène ; 4, 4′, stomates bicytiques paracytiques ; 5, 5′, stomates bicytiques diacytiques ; 6, stomate anisocytique mésogène ; 6′, stomate tétracytique rattachable au type anisocytique ; 7, stomate tétracytique.

Le sens de l'évolution des types stomatiques est indiqué par des flèches.

verte de pollens fossiles de type subrhomboïdal, subcirculaire et ovale dans des sédiments de la base du Tertiaire (Gruas-Cavagnetto & Cerceau-Larrival, 1978).

— L'ontogénie des stomates et la disposition à l'état adulte des cellules épidermiques qui les entourent permettent de reconnaître chez les Ombellifères les types stomatiques suivants (Guyot, 1966, 1971*a*) : anomocytique périgène (1), anomocytique mésopérigène (2), anisocytique mésopérigène (3), paracytique (4), diacytique (5), anisocytique mésogène (6) et tétracytique (7) (cf. tabl. II).

Il doit être remarqué que la définition de ces types n'est pas en contradiction avec celles proposées par Van Cotthem (1970) et Fryns-Claessens & Van Cotthem (1973), ou plus récemment par Payne (1979). Comme nous l'avons indiqué (Guyot, 1966), Francey (1936) avait déjà reconnu trente-quatre types de stomates. Ce qui nous paraît important, ce n'est pas le dénombrement de tous les cas possibles, mais l'établissement entre ces types, de parentés, notamment des relations ontogéniques, qui en simplifient la description tout en augmentant leur signification systématique.

RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

Plutôt que de consacrer à chaque espèce une description particulière, nous avons d'emblée retenu seulement les données palynologiques et phytodermologiques qui nous ont déjà apporté des corrélations intéressantes (types polliniques et valeur de P — axe polaire — et de E — diamètre équatorial — ; types stomatiques et taille des stomates).

De façon à rendre compte de l'abondance relative des stomates de différents types, pour chaque espèce, est indiqué soit un seul chiffre correspondant au type le plus largement représenté, soit plusieurs chiffres, les types minoritaires étant indiqués entre parenthèses, les exceptionnels entre doubles parenthèses. Une telle représentation a déjà été utilisée antérieurement (Guyot, 1978*b* ; Mandenova & coll., 1978).

Le tableau III donne l'ensemble des résultats stomatiques et palynologiques.

Tableau III.

ÉCHANTILLONS EXAMINÉS	TYPES STOMATIQUES	TAILLE (en µm)	TYPES POLLINIQUES	VALEURS DE P et E
Agrocharis Hochst.				
incognita (Norman) Heywood & Jury	(3), 5	35	O	31 × 22
melanantha Hochst.	(4), 5	35	O	30 × 20
pedunculata (Baker) Heywood & Jury	5	38	O	40 × 24
Ammodaucus Cosson & Dur.				
leucotrichus (Coss. & Dur.) Cos. & Dur.	3, (5), 6	36	Rg	36 × 17
Angoseseli Chiovenda				
mossamedensis (Helw. ex Hiern) Norman	2, 3, ((5))	38	Rg	38 × 18

ÉCHANTILLONS EXAMINÉS	TYPES STOMATIQUES	TAILLE (en µm)	TYPES POLLINIQUES	VALEURS DE P et E
Aphanopleura Boiss.				
breviseta (Boiss.) Heywood & Jury	2, 3, (5)	36	Rg	27 × 12
capillifolia (Regel & Schmalh.) Lipsky	3, (5), ((6))	28	Rg	25 × 12
leptoclada (Aitch. & Hemsley) Lipsky	3, (5), ((6))	32	Rg	26 × 12
trachycarpa Boiss.	3, (5), ((6))	23	Rg	32 × 16
Artedia L.				
squamata L.	3, (4), 5	29	Rh	17 × 15
Astrodaucus Drude				
littoralis (Bieb.) Drude	—	—	Rg	45 × 19
orientalis (L.) Drude	3, (5)	32	Rg	37 × 15
persicus (Boiss.) Drude	3, (5)	28	Rg	38 × 16
Caucalis L.				
platycarpos L.	2, 3, ((5)), (6)	38	E	48 × 21
Chaetosciadium Boiss.				
trichospermum (L.) Boiss.	(3), 5	—	E	29 × 12
Cuminum L.				
borszczowii (Regel & Schmalh.) K-Pol.	(3), 5	30	Rg	33 × 18
cyminum L.	3, 5	30	Rg	30 × 15
setifolium (Boiss.) K-Pol.	3, 5	30	Rg	26 × 13
Daucus L.				
SECT. *Daucus* (incl. sect. *Meoides* (Lange) Calest.)				
blanchei Reuter	—	—	Rg	30 × 14
carota L.	5	37	Rg	27 × 12
crinitus Desf.	5	32	Rg	46 × 20
gracilis Steinh.	5	36	—	—
guttatus Sibth. & Sm.	5	27	Rg	40 × 20
littoralis Sibth. & Sm.	5	40	Rg	44 × 22
sahariensis Murb.	5	23	Rg	35 × 16
setifolius Desf.	5	29	Rg	40 × 16
syrticus Murb.	5	30	Rg	36 × 15
tenuisectus Cosson ex Battand.	5	29	E	50 × 21
SECT. *Anisactis* DC.				
durieua Lange	5	24	Rg	30 × 14
glochidiatus (Labill.) Fischer & C. A. Meyer	3, 5	36	O	28 × 20
hochstetteri A. Braun ex Engler	(4), 5	34	O	—
montanus Humb. & Bonpl. ex Sprengel	5	35	—	—
SECT. *Leptodaucus* Thell.				
pusillus Michx.	(3), 5	25	O	27 × 18

ÉCHANTILLONS EXAMINÉS	TYPES STOMATIQUES	TAILLE (en µm)	TYPES POLLINIQUES	VALEURS DU P et E
SECT. *Chrysodaucus* Thell.				
aureus Desf.	5	19	Rg	30 × 15
SECT. *Platyspermum* (Hoffm) DC.				
muricatus (L.) L.	(3), 5 même 3,5	30	Rg	33 × 14
SECT. *Pseudoplatyspermum*				
bicolor Sibth. & Sm.	(3), 5	40	Rg	40 × 21
Kozlovia Lipsky				
paleacea (Regel & Schmalh.) Lipsky	2, 3	47	Rg	35 × 15
Orlaya Hoffm.				
daucoides (L.) Greuter	5	32	E	55 × 22
daucorlaya Murb.	5	32	—	—
grandiflora (L.) Hoffm.	5	25	E	60 × 25
Pachyctenium Maire & Pamp.				
mirabile Maire & Pamp.	5	34	Rg	31 × 16
Psammogeton Edgew.				
canescens (DC.) Vatke	2, 3, (5), (6)	38		
var. *canescens*			Rg	31 × 15
var. *biternatus*			Rg	32 × 12
var. *cabulicus*			Rg	31 × 15
var. *buschirensis*			Rg	33 × 15
Pseudorlaya Murb.				
pumila (L.) Grande	5	32		
ssp. *microcarpa*			Rg	35 × 15
Szovitsia Fischer & Meyer				
callicarpa Fisch. & Mey.	3, (4), 5, (6)	28	Rg	35 × 15
Torilis Adans				
arvensis (Hudson) Link	(3), 5	36	Rg	28 × 13
japonica (Houtt.) DC.	(3), 5	21	Rg	26 × 11
leptocarpa (Hochst.) C. C. Townsend	—	—	Rg	32 × 14
leptophylla (L.) Reichenb. fil.	(3), 5	24	Rg	32 × 16
nodosa (L.) Gärtner	(3), 5	34	Rg	26 × 12
stocksiana (Boiss.) Drude	(3), 5	30	—	—
tenella (Delile) Reichen. fil.	(3), 5	25	Rg	24 × 13
ucranica Sprengel	—	—	Rg	28 × 11
Turgenia Hoffm.				
Subgenus *Turgenia*				
latifolia (L.) Hoffm.	5	45	E	64 × 40
lisaeoides C. C. Townsend	(3), 5	38	—	—

ÉCHANTILLONS EXAMINÉS	TYPES STOMATIQUES	TAILLE (en µm)	TYPES POLLINIQUES	VALEURS DE P et E
Subgenus *Lisaea*				
heterocarpa DC.	5	29	E	74 × 40
papyracea (Boiss.) Al-Eisawi & Heywood	5	28	E	64 × 35
strigosa (Banks & Sol.) Al-Eisawi & Hey.	5	32	E	70 × 35
Turgeniopsis Boiss.				
foeniculaceae (Fenzl.) Boiss.	2, 3	26	Rg	38 × 19
Yabea Kozo-Pol.				
microcarpa (Hooker & Arnott) K.-Pol.	2, 3	27		

Résultats systématiques

Définition de l'espèce par les types stomatiques

Il apparaît, d'après le tableau précédent, que pour chaque espèce se trouve réalisée une sorte de *diagnose épidermique* dans laquelle n'interviennent que les types stomatiques rencontrés et la longueur maximale des cellules de garde.

En effet, d'autres caractères tels que la morphologie des parois des cellules épidermiques banales ou la longueur des trichomes sont apparus comme très variables à l'intérieur d'une même espèce, voire sur un même échantillon. En outre, l'étude du trichome sur matériel d'herbier reste très aléatoire compte tenu de sa fragilité.

La reconnaissance des types stomatiques peut, par contre, être clairement observée et se trouve établie à partir de l'observation de plusieurs centaines de stomates même lorsque quelques centimètres carrés seulement de matériel foliaire ont été étudiés.

Les espèces sont dans ces conditions définies soit par un seul type stomatique, soit par plusieurs types stomatiques en proportions relatives différentes qu'il serait sans doute vain de tenter de préciser davantage (Humbert et Guyot, 1973 ; Humbert, 1977).

Nous avons préféré la notation directe pour chaque espèce de sa composition stomatique, plutôt qu'une indication au sein d'un tableau de l'abondance relative des types stomatiques comme l'ont fait Moreau (1971), Cauwet (1976) et Decamps (1976), notamment, dans des buts d'analyse factorielle.

Il s'agit simplement de modes d'expression différents et il est facile de passer de l'un à l'autre. Néanmoins, cette façon de procéder définit directement pour chaque espèce *sa formule stomatique* sans qu'il soit nécessaire de recourir à un tableau.

La présence de ces stomates différents au niveau de l'épiderme d'une même plante peut être rapprochée des degrés de variations, observables pour la morphologie du pollen, au niveau d'une même préparation pour certaines espèces : dans ces espèces, la morphologie pollinique oscille autour d'un type moyen et plusieurs types stomatiques sont représentés.

Définition du genre par les types stomatiques

Dans l'ensemble de la tribu, les espèces d'un même genre présentent, en général, des caractères stomatiques très voisins, sinon identiques. Cependant, une remarquable exception est représentée par le genre *Caucalis* dans lequel il est nécessaire de distinguer, d'une part, *Caucalis platycarpos* aux stomates essentiellement anomocytiques et anisocytiques (pl. II, 2), d'autre part, *Caucalis incognita*, *C. longisepala*, *C. pedunculata*, aux stomates très nettement diacytiques. On peut imaginer rattacher ces derniers à *Agrocharis*, par exemple, comme l'ont proposé Heywood & Jury (1978).

Dans le genre *Daucus*, également, on pourrait retirer les espèces *D. glochidiatus* et *D. muricatus* dans lesquelles le type diacytique est nettement représenté, mais à peu près à égalité avec le type anisocytique mésopérigène, tandis que, dans les autres espèces, il est très nettement majoritaire.

On peut donc considérer que c'est l'homogénéité de la formule stomatique, notamment en ce qui concerne les types les plus évolués, qui confère sa valeur à un genre.

Autres caractères utilisables pour la définition du genre : les trichomes

A l'échelle du genre, il semble que la morphologie des trichomes puisse être prise en compte. Ainsi, les genres *Ammodaucus*, *Angoseseli* ont des poils de morphologie différente de ceux des autres genres : extrémité arrondie, ornementation de fibrilles (Guyot *et al.*, en préparation) (cf. pl. VI, 1, 2) ; les genres *Agrocharis*, *Torilis* possèdent des poils très aigus (cf. pl. VII, 7, 8) différents de ceux des genres *Caucalis* et *Orlaya* (cf. pl. VI, 7, 8).

Le genre *Astrodaucus* (cf. pl. VI, 4) se distingue du genre *Daucus* (pl. VII, 1, 3) et, au sein de ce dernier, ne peuvent être conservés ni *Daucus biseriatus* (cf. pl. VII, 4) aux poils à extrémité arrondie, ni *Daucus setifolius* (cf. pl. VII, 2) aux très longs poils cylindriques (Saenz de Rivas & Heywood, 1974). *D. biseriatus* ne peut sans doute pas être rattaché au genre *Pseudorlaya* contrairement à ce que propose Saenz de Rivas (1974).

Les genres *Lisaea* et *Turgenia* possèdent des poils simples et d'autres complexes qui leur paraissent propres ; l'existence de deux sous-genres reste cependant justifiée (pl. VIII).

La morphologie des trichomes d'*Ammiopsis daucoides*, tout à fait comparable à ceux rencontrés chez les *Daucus*, est en faveur du rattachement de ce genre au genre *Daucus* comme le propose Jury (1978*b*).

Des distinctions génériques peuvent donc être fondées sur la morphologie des trichomes : forme générale, extrémité, base, ornementation visible en microscopie photonique. Les variations dont ils sont l'objet ne peuvent, en l'état actuel de nos connaissances, être utilisées à l'échelle d'une définition d'espèce, ni à l'échelle d'une définition de la tribu.

Définition de la tribu par les types stomatiques

La tribu des Caucalideae apparaît très hétérogène par les diagnoses stomatiques représentées dans les différentes espèces et, par conséquent, ne peut être considérée comme un bon groupement si l'on se réfère à la définition du genre.

Ainsi, les types anomocytiques et anisocytiques mésopérigènes sont seuls représentés chez *Kozlovia paleacea*, *Turgeniopsis foeniculacea*, *Yabea microcarpa*. Ces espèces doivent, selon nous (Guyot, 1978*b* ; Heywood, 1978), avec *Exoacantha heterophylla* où les types

anomocytiques et anisocytiques mésopérigènes sont mêlés à des stomates anisocytiques mésogènes, être séparées des autres dans lesquelles le type diacytique est toujours présent (cf. pl. III, 5 ; pl. V, 4, 5).

Parmi les autres, une mention particulière doit être réservée à *Caucalis platycarpos* (pl. II, 2), *Angoseseli mossamedensis* (pl. I, 4) aux stomates diacytiques exceptionnels, à *Ammodaucus leucotrichus* (pl. I, 3) et à *Szovitsia callicarpa* (pl. IV, 5) où apparaissent des stomates anisocytiques mésogènes plus nombreux que les diacytiques.

D'autre part, il faut aussi distinguer les *Aphanopleura* (pl. I, 5), *Psammogeton* (pl. IV, 2) et *Astrodaucus* (pl. II, 1) aux stomates diacytiques minoritaires mêlés à d'exceptionnels anisocytiques mésogènes.

Enfin, pour les espèces restantes où la présence des stomates diacytiques est importante, il faut rapprocher : *Artedia* (pl. I, 6), *Cuminum* (pl. II, 5), peut-être certains *Daucus* (*D. glochidiatus*, *D. muricatus*) et *Torilis* (pl. IV, 6) où des stomates non diacytiques (anisocytiques mésopérigènes) sont encore abondants ; tandis que, dans les autres genres : *Agrocharis* (pl. I, 1), *Ammiopsis* (pl. V, 6) (rattaché à *Daucus* par Jury en 1978*b*), *Chaetosciadium* (pl. II, 3), *Daucus* (pl. III, 1, 2, 3, 4) (sauf les espèces indiquées plus haut), *Lisaea*, *Orlaya* (pl. III, 6), *Pachytaenium* (pl. IV, 1) *Pseudorlaya* (pl. IV, 4) et *Turgenia* (pl. V, 1, 2, 3), le type diacytique est pour ainsi dire le seul représenté.

Une espèce, nous l'avons vu, possède une formule stomatique caractéristique ; de façon analogue, un genre doit présenter sinon une formule stomatique rigoureusement identique, au moins les stomates les plus abondants du même type ; quant au groupement de niveau supérieur, sous-tribu ou tribu, la définition peut être plus large mais doit éviter de regrouper des espèces pour lesquelles les formules stomatiques présentent des stomates majoritaires évolués de types différents. Il faut tenir compte (Guyot, 1966, 1971*a*, *b* ; Gorenflot & Moreau, 1971 ; Moreau, 1971, Decamps, 1976) des stomates les plus évolués, même s'ils sont peu nombreux, voire exceptionnels, de façon à éviter de regrouper des espèces à tendances évolutives différentes et de façon aussi à placer ensemble des genres à stomates évolués et sans stomates évolués.

Définition palynologique de l'espèce

Une espèce génétiquement stable se caractérise par l'un des cinq types polliniques fondamentaux observés chez les Ombellifères (Rh, C, O, Rg, E) (cf. tabl. IV), et par un ensemble de caractères morphologiques et de valeurs statistiquement stables : taille du pollen (P et E) ; épaississement de l'exine toujours dans les mêmes zones (en ZP, en ZZ, en ZE) [1], ou exine d'épaisseur constante ; longueur de l'ectoaperture ; forme de l'endoaperture. De même, les caractères ultrastructuraux de l'exine sont constants : tectum simple ou structuré, columelles simples ou digitées, surface tectale [2] perforée, cérébroïde, rugulée, striée-rugulée, striée, perforée d'ordre 2.

Si l'on considère le tableau IV, on constate que certaines espèces semblent très comparables ; néanmoins, elles peuvent se différencier par les caractères de la surface tectale :

1. ZP = zone polaire ; ZZ = zone subpolaire ; ZE = zone équatoriale.

2. Au niveau de la surface tectale, les comparaisons doivent se faire toujours dans des zones comparables, car le plus souvent les caractéristiques de la surface tectale sont différentes suivant la zone considérée. Mais, quand les comparaisons sont bien faites, la surface tectale est un excellent caractère spécifique.

Tableau IV.

s/tribus type cotyl.	ARTEDIEAE (L)	AGROCHARIDEAE (L)	DAUCEAE (L)			CAUCALIDEAE (L)		TURGENIEAE (R)
type pol. (M.Ph.)	SUBRHOMBOÏDAL (RH)	OVALE (O)	SUBRECTANGULAIRE (RG)			ÉQUATORIALO-CONSTRICTÉ (Ec)		
(M.Ph.)	Ectoaperture longue ou subterminale		Ectoaperture moyenne ou courte					
(M.E.B.)	Surf. tectale perforée à cérébroïde		SANS COLUMELLES TECTALES Surface tectale rugulée à striée-rugulée à striée à E ou Z				AVEC COLUMELLES TECTALES Surf. tectale microperforée (ordre 2)	
(M.Ph.)	éE = éZ	éZ > éE	éZ > éE	éZ = éE	éE > éZ			
P/E < 1,5	*Artedia squamata* (17x15)						COLUMELLES ÉQUATORIALES DROITES	DIGITEES
1,5 < P/E < 2		*Daucus pusillus* (27x18) *D. glochidiatus* (28x20) *Agrocharis melanantha* (30x20) *A. incognita* (31x22) *A. pedunculata* (40x24)		*Torilis tenella* (24x13)	*Cuminum borszczowii* (33x18)			*Turgenia subg. Lisaea papyracea* (64x35) *Turgenia subg. Turg. latifolia* (64x40) *Turgenia subg. Lisa. heterocarpa* (74x40)
> 2			*Aphanopleura capillifolia* (25x12) *A. leptoclada* (26x12) *Torilis japonica* (26x11) *A. breviseta* (27x12) *Torilis arvensis* (28x13) *Cuminum cyminum* (30x15) *Daucus blanchei* (30x14) *Daucus durieua* (30x14) *Psammogeton canescens* var. *canescens* (31x15) *P. canescens* var. *cabulicus* (31x15) *P. canescens* var. *biternatus* (32x15) *A. trachycarpa* (32x16) *P. canescens* var. *buschirensis* (33x15) *Pseudorlaya pumila* ssp. *microcarpa* (33x14) *Daucus sahariensis* (35x16) *Szovitsia callicarpa* (35x15) *Ammodaucus leucotrichus* (36x17) *Daucus syrticus* (36x15) *Astrodaucus orientalis* (37x15) *A. persicus* (38x16) *Turgeniopsis foeniculaceae* (38x19) *Daucus crinitus* (46x20) *D. setifolius* (40x16) *D. guttatus* (40x20)	*Cuminum setifolium* (26x13) *Torilis nodosa* (26x12) *Daucus carota* (27x12) *Pachyctenium mirabile* (31x16) *Torilis leptophylla* (32x16) *T. leptocarpa* (32x14) *Daucus muricatus* (33x14) *Kozlovia paleacea* (35x15) *Ammiopsis aristidis* (37x17) *Daucus bicolor* (40x21)	*Exoacantha heterophylla* (27x12) *Torilis ucranica* (28x11) *Daucus aureus* (30x15) *Angoseseli mosamedensis* (38x18) *Daucus littoralis* (44x22)	*Chaetosciadium trichospermum* (29x12) *Daucus tenuisectus* (50x21)	*Caucalis platycarpos* (48x21) *Orlaya daucoides* (55x22) *Orlaya grandiflora* (60x25)	*Turgenia subg. Lisaea strigosa* (70x35)

ainsi, par exemple, *Daucus blanchei* et *Daucus durieua* ; *Agrocharis melanantha* (pl. IX, 7 et 11) et *A. incognita*.

Deux des quatre variétés de *Psammogeton* (*cabulicus* et *canescens*) (pl. XII, 1 à 5 et 16 à 20) n'ont aucun caractère palynologique qui les différencient ; les deux autres variétés se distinguent par une valeur de l'axe polaire P légèrement plus élevée (var. *biternatus* et var. *buschirensis*) (pl. XII : 6 et 12). Alors que les trois espèces d'*Aphanopleura* (*capillifolia, leptoclada, breviseta*) ont des caractères palynologiques pratiquement semblables, *A. trachycarpa* a une valeur de P. nettement plus élevée (pl. X, 1 à 10).

L'espèce *Torilis tenella* (pl. IX, 8) se différencie bien des autres espèces de *Torilis* étudiées (pl. XIII, 1 à 11) par une valeur du rapport P/E plus faible ; il en est de même de l'espèce *Cuminum boszczovii* (pl. IX, 12 à 15) par rapport aux deux autres espèces de *Cuminum* observées (pl. XI, 6 à 11 ; XIII, 12).

Enfin, des espèces de genres différents semblent très proches par certains caractères palynologiques ; c'est le cas, par exemple, de *Cuminum setifolium, Torilis nodosa, Daucus carota* (pl. XIII, 12, 14 à 18 ; pl. XIV, 16 à 19) qui arrivent néanmoins à se différencier par l'épaisseur du tectum, la surface tectale, la forme de l'endoaperture ; il en est de même pour *Daucus sahariensis, Szovitsia callicarpa* (pl. XI, 17 à 22), *Daucus muricatus* (pl. XIII, 19 à 22) et *Torilis leptocarpa* (pl. XIV, 11).

Pour une même espèce, l'épaisseur de l'exine est généralement constante et présente des maximums toujours dans les mêmes zones. Mais il a été observé quelques différences, notamment au niveau de l'épaisseur du tectum chez des échantillons de provenance écologique différente ; ainsi, par exemple, les échantillons de *Torilis nodosa*, en provenance d'Afrique du Nord, ont un tectum sensiblement plus épais que les échantillons français.

La majorité des espèces étudiées (soit 40 sur 55) se regroupe autour du type pollinique subrectangulaire (Rg), cinq présentent un pollen de type ovale (O), neuf espèces ont un pollen de type équatorialo-constricté (E) et, enfin, une seule espèce possède un pollen de type subrhomboïdal (Rh).

Le groupement étudié est très représentatif de la répartition des types polliniques chez les Ombellifères, répartition indiquée dans des travaux antérieurs (Cerceau-Larrival, 1967). Quelques espèces peuvent montrer une variation pollinique plus ou moins importante, oscillant autour d'un type. C'est le cas de certains hybrides provoqués, comme les cultivars de *Daucus carota* et des taxons en voie de différenciation (spéciation) : *Daucus* [1], *Turgenia, Lisaea*.

Définition palynologique du genre

Un bon groupement, au niveau générique, est caractérisé par l'un des cinq types polliniques fondamentaux, avec un ensemble de corrélations de caractères (forme de l'endoaperture, structure de l'exine) (cf. tabl. V).

Comme il l'a été déjà dit (Cerceau-Larrival, 1962 : 123), le type du pollen, donné par le contour interne de l'endexine, définit parfaitement un « bon » genre ; il est constant pour toutes les espèces du même genre. Toutes les espèces d'un « bon » genre ont non seu-

1. Au niveau du genre *Daucus*, nous avons une approche palynologique et phytodermologique de la spéciation possible qui fera l'objet d'une publication ultérieure.

lement le même type fondamental de pollen mais, souvent, les mêmes nuances à l'intérieur du type fondamental.

Certains genres regroupant un grand nombre d'espèces (*Daucus* [1], *Torilis*, par exemple) ont un type Rg fondamental représentatif du genre, avec des espèces se différenciant par des nuances apportées par la taille du pollen, le niveau de l'épaississement de l'exine, la surface tectale, mais certaines espèces ont un pollen de type différent ; ainsi, *Daucus pusillus* et *D. glochidiatus* ont un pollen de type ovale, ce qui les rapproche des *Agrocharis*, et *Daucus tenuisectus* a un pollen équatorialo-constricté, ce qui rapproche cette espèce des genres *Chaetosciadium*, *Caucalis* et *Orlaya*.

Tableau V.

TYPES :	SUBRHOMBOIDAL	OVALE		SUBRECTANGULAIRE			ÉQUATORIALO-CONSTRICTÉ		
	Ectoaperture longue ou subterminale			Ectoaperture moyenne ou courte					
	SANS COLUMELLES TECTALES							AVEC COLUMELLES TECTALES	
	Surface tectale perforée à cérébroïde			Surface tectale rugulée à striée-rugulée à striée à E ou Z				Surface tectale microperforée (perforations ordre 2)	
P/E	E = Z		Z > E		Z = E	E > Z			
								Columelles équatoriales droites	Columelles équatoriales digitées
< 1,5	*Artedia*								
1,5 < P/E < 2		*Agrocharis*	*Daucus* sect. *Leptodaucus* sect. *Anisactis pp.*		*Torilis pp.*	*Cuminum pp.*			*Turgenia* s/g *Lisaea pp.* s/g *Turgenia*
P/E > 2				*Ammodaucus* *Aphanopleura* •*Astrodaucus* *Cuminum pp.* *Daucus* sect. *Daucus* et *Anisactis pp.* •*Psammogeton* *Pseudorlaya* •*Szovitsia* *Torilis pp.*	*Cuminum pp.* *Daucus* sect. *Platyspermum* et *Pseudoplatys.* *Kozlovia* *Pachyctenium* *Torilis pp.* *Turgeniopsis*	*Angoseseli* *Daucus* sect. *Daucus* pp. et *Chrysodaucus* *Exoacantha* *Torilis pp.*	*Chaetosciadium* *Daucus* •sect. *Daucus pp.*	*Caucalis* *Orlaya*	*Turgenia* s/g *Lisaea pp.*

• Les columelles subpolaires peuvent être digitées

Définition palynologique de la tribu

Il a déjà été proposé (Cerceau-Larrival, 1962 : 126) que tout bon groupement, à l'échelle des tribus, doit avoir une amplitude de variation du rapport P/E faible, et un même type pollinique.

1. Cf. note 1 page précédente.

Les résultats obtenus sont réunis dans le tableau IV. Ils aboutissent à la proposition de cinq groupements [1], si l'on tient compte de la lignée cotylédonaire [2], et de la définition donnée au début du paragraphe.

Lignée L

Pollen Rh : $1 < P/E < 1{,}5$

Artedieae

Artedia

Pollen O : $1{,}5 < P/E < 2$

Agrocharideae

Agrocharis
Daucus pp.

Pollen Rg : $P/E \geqslant 2$

Dauceae

Angoseseli
Aphanopleura
Astrodaucus
Daucus pp.
Kozlovia
Pachytaenium
Psammogeton
Torilis

Pollen E : $P/E > 2$

Caucalideae

Caucalis
Daucus tenuisectus
Chaetosciadium
Orlaya

Lignée R

Pollen E : 1,5 P/E 2

Turgenieae

Subgenus *Turgenia* : *T. latifolia*
subgenus *Lisaea* : *L. heterocarpa*, *L. papyracea*, *L. strigosa*.

D'autres subdivisions peuvent être également proposées d'après le type du cotylédon (tabl. VI) (limbe linéaire, allongé-lancéolé pour la lignée L, limbe arrondi, ovale ou oblong, ovale-lancéolé pour la lignée R), le type de la feuille primordiale (FI) (tabl. VII).

Récemment (Cerceau-Larrival, 1979), une classification évolutive des Ombellifères a été proposée au niveau des sous-familles à l'intérieur de deux grandes lignées coty-

1. La dénomination des groupements est faite d'après le genre estimé le plus représentatif.
2. Deux lignées cotylédonaires ont été observées chez les Ombellifères (Cerceau-Larrival, 1962) : les lignées L (linéaire) et R (ronde). Les caractères polliniques ont été mis en corrélation avec les caractères offerts par la plantule.

TABLEAU VI. — Classification des Caucalideae d'après la forme du limbe cotylédonaire.

SÉRIE COTYLÉDONAIRE RONDE (R)

LIMBE ARRONDI	LIMBE OVALE OU OBLONG	LIMBE OVALE-LANCEOLE
	Turgenia subgenus *Turgenia latifolia*	
	Turgenia subgenus *Lisaea papyracea*	
	Lisaea strigosa	

SÉRIE COTYLÉDONAIRE LONGUE (L)

LIMBE LINEAIRE	LIMBE ALLONGE-LANCEOLE
Agrocharis incognita	*Agrocharis melanantha*
Ammodaucus leucotrichus	*Caucalis platycarpos*
Artedia squamata	*Daucus tenuisectus*
Astrodaucus littoralis	*Orlaya daucoides*
orientalis	*daucorlaya*
Chaetosciadium trichospermum	*grandiflora*
Cuminum cyminum	*Pseudorlaya pumila*
Daucus aureus	*Torilis arvensis*
bicolor	*japonica*
crinitus	
durieua	
glochidiatus	
muricatus	
pusillus	
syrtacus	
Torilis leptophylla	
nodosa	
tenella	

TABLEAU VII. — Classification des Caucalideae
d'après le type de la première feuille primordiale (FI).

SÉRIE COTYLÉDONAIRE RONDE (R)

Turgenia
subgenus Lisaea
papyracea

Turgenia
subgenus Turgenia
latifolia

FI entière --→ | FI découpée 1 - 3n --→ TERNATISEQUEE → PENNATISEQUEE → BIPENNATISEQUEE

TERNATISEQUEE	PENNATISEQUEE	BIPENNATISEQUEE
Agrocharis incognita	*Agrocharis melanantha*	*Orlaya daucorlaya*
Ammodaucus leucotrichus	*Artedia squamata*	
Chaetosciadium trichospermum	*Astrodaucus littoralis, orientalis*	
Cuminum cyminum	*Caucalis platycarpos*	
Daucus carota, crinitus, durieua, glochidiatus, pusillus, syrtacus	*Daucus aureus, bicolor, muricatus, tenuisectus*	
Torilis arvensis, japonica, leptophylla, nodosa	*Orlaya grandiflora*	
	Pseudorlaya pumila	
	Torilis tenella	

SÉRIE COTYLÉDONAIRE LONGUE (L)

lédonaires (L et R). Cette classification est basée sur le type de la feuille primordiale dans les trois grands modes de développement observés ; elle est étayée sur les caractères offerts par le pollen (actuel et fossile).

Voici où se situeraient les cinq groupements palynologiques proposés :

Lignée L

sous-famille des Bupleuroideae
sous-famille des Hohenackerioideae
Artedieae Rh
Agrocharoideae O
Dauceae Rg
Caucalideae E

Lignée R

sous-famille des Azorelloideae
sous-famille des Eryngioideae
sous-famille des Steganotaenioideae
Turgenieae E

Hypothèses phylogéniques

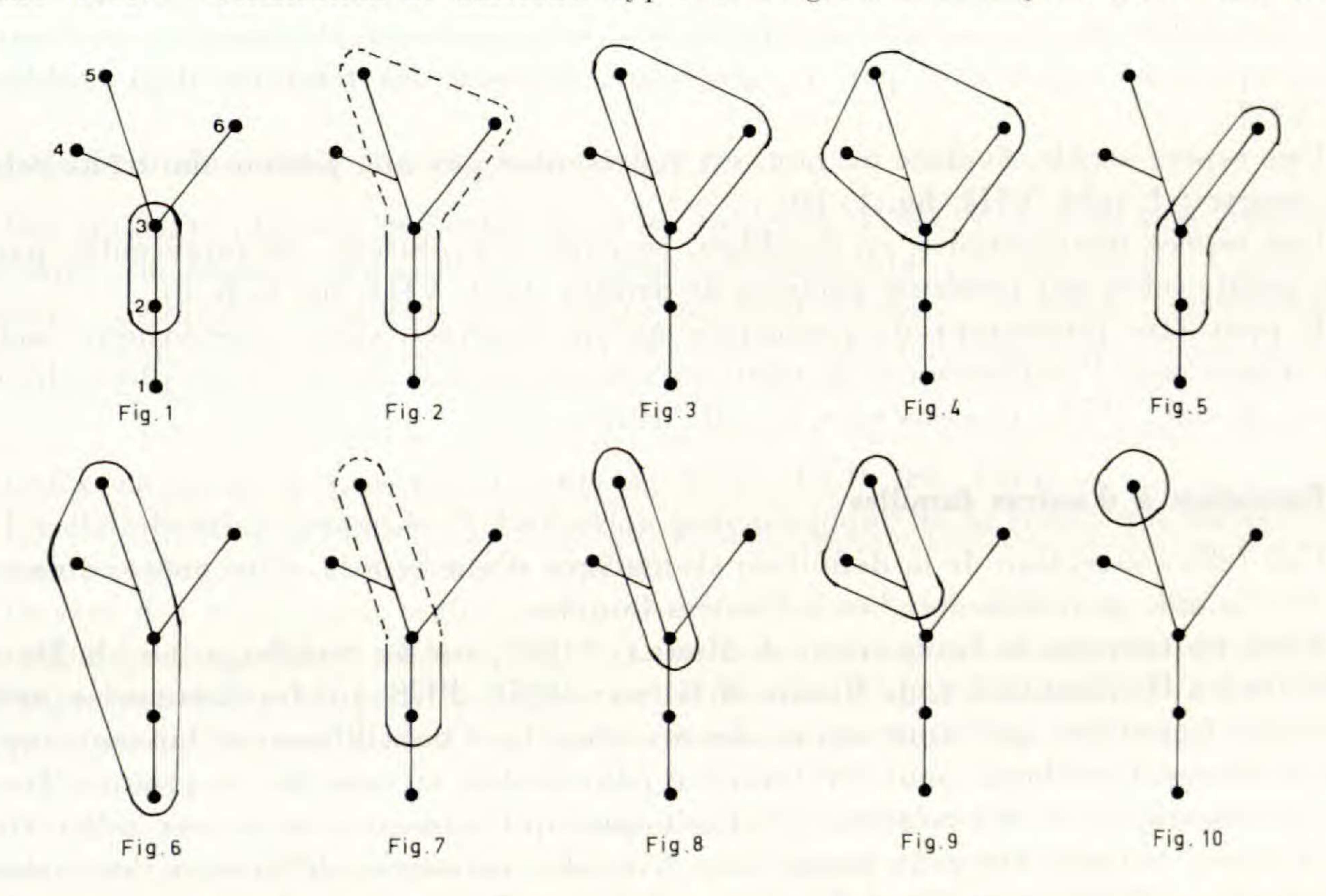
La caractérisation proposée des différentes espèces par le type pollinique et les types stomatiques peut également être utilisée à des fins phylogéniques. En effet, les formes du pollen comme les types stomatiques ont été reliés entre eux selon un ordre qui repose sur des données ontogéniques (Guyot, 1966 ; Humbert, 1977 ; Cerceau-Larrival, 1979 ; Cerceau-Larrival & Roland-Heydacker, 1978), ultrastructurales (Cerceau-Larrival & Roland-Heydacker, 1976), biogéographiques (Cerceau-Larrival, 1968, 1973, 1974) et fossiles (Gruas-Cavagnetto & Cerceau-Larrival, 1978.) Cet ordre permet donc, sur chacun de ces plans, de classer les espèces selon leur ordre phylogénique.

Intérêt des types stomatiques

Le classement qui repose sur les types stomatiques fait apparaître *tout l'intérêt des espèces à types stomatiques multiples*, au niveau desquelles se trouvent en quelque sorte *matérialisées les tendances évolutives* réalisées chez les espèces où les types stomatiques évolués sont seuls représentés (cf. tabl. VIII).

Le polymorphisme stomatique prend alors une signification tout à fait remarquable et fournit des sortes de clichés instantanés du cours de l'évolution qui, à partir d'espèces à épidermes à stomates très primitifs, a donné naissance à des espèces à stomates très évolués. Les clichés montrent, d'ailleurs, une extrême variété, accentuée encore, si l'on tient compte de la taille des cellules de garde, témoin, au niveau de chaque diagnose stomatique, d'une sorte de microévolution comparable à celle indiquée par la taille des pollens ; cette variété témoigne sans doute à la fois des différents niveaux atteints par cette évolution et des différentes voies suivies. On peut penser qu'il s'agit soit d'une rémanence au niveau des plantes actuelles de caractères ancestraux, soit de l'annonce, au niveau de plantes actuelles, de caractères qui s'accentueront dans les espèces futures.

Tableau VIII. — Réalisation de différents types de diagnose stomatique chez les Caucalideae.



Un certain nombre de remarques peuvent être, d'ores et déjà, formulées à propos de cette représentation de la présence des types stomatiques dans une espèce donnée. Il est relativement facile de placer à un niveau d'évolution les espèces possédant des stomates d'un seul type ; elles apparaissent en tout cas bien distinctes les unes des autres lorsque les types représentés sont différents. Par contre, l'établissement du niveau évolutif est délicat pour des espèces à stomates de types multiples comportant, notamment, des stomates anisocytiques mésopérigènes ; leur niveau ne peut être simplement celui du type le plus abondamment représenté, ni celui des types les plus évolués : ces derniers indiquent des tendances évolutives entre lesquelles un choix sera ultérieurement établi, puisqu'il n'existe pas de plantes chez lesquelles, par exemple, sont représentés à égalité et en abondance des stomates diacytiques et anisocytiques mésogènes. C'est le cas des espèces comptant des stomates anisocytiques mésopérigènes abondants. Il est remarquable que ces stomates soient généralement accompagnés de stomates de types différents, ce qui contribue à leur accorder un rôle de carrefour, sans doute mérité en raison du caractère d'instabilité qu'ils présentent entre les stomates mésogènes à deux cellules compagnes ou ceux à trois cellules compagnes.

Cependant, ces espèces à types stomatiques multiples sont celles qui expriment les caractères les plus complexes puisqu'elles représentent une synthèse, complète parfois, de tous les types qui peuvent se rencontrer dans une famille. Il ne faut donc pas assimiler de manière schématique complexité à caractère évolué ou simplicité à caractère primitif, et cela même sans faire appel à des notions d'évolution régressive : le passage des espèces

à stomates anomocytiques à des espèces à stomates diacytiques se fait par des espèces dont l'épiderme peut présenter un mélange complexe de types stomatiques différents.

L'instabilité de ces espèces intermédiaires, leur caractère dynamique, peuvent être schématiquement représentés par un graphique stylisant les relations déjà établies (cf. tabl. VIII).

Une espèce stable, évoluée ou non, est représentée par une portion de droite relativement courte (cf. tabl. VIII, fig. 1, 10).

Une espèce intermédiaire, en équilibre, en cours d'évolution, est représentée par plusieurs points reliés par plusieurs portions de droites (tabl. VIII, fig. 3, 6, 9).

Il peut être intéressant de remarquer qu'une représentation schématique analogue a été utilisée pour l'établissement de relations intergénériques sur des bases phytochimiques (Molho & coll., 1971 ; Carbonnier & coll., 1978).

Extension à d'autres familles

Une telle conception de la définition stomatique d'une espèce, d'un genre, d'une tribu ou d'une famille peut être étendue à d'autres familles.

Ainsi, les travaux de Gorenflot & Moreau (1971) sur les Saxifragacées, de Decamps (1976) sur les Renonculacées, de Bessis & Guyot (1973, 1978) sur les Solanacées, révèlent les mêmes caractères que nous avons décrits chez les Ombellifères et laissent supposer qu'un traitement analogue peut être proposé pour établir au sein de ces groupes des divisions systématiques et des relations phylogéniques qui sont en accord avec celles établies avec d'autres critères. On peut penser que, avec des variations différentes, les recherches de Tomlinson (1974) s'intègrent dans ce cadre pour les monocotylédones.

Il serait bon que des recherches systématiques soient entreprises dans d'autres familles, dans le même esprit, de façon à valoriser l'utilisation des types stomatiques et ne pas simplement les présenter comme des données à caractère anecdotique, en s'attachant éventuellement à certaines de leurs variations (stomates accolés, réduits à une cellule mère ou à une cellule de garde...) qui n'ont qu'une signification très banale et révèlent des potentialités cellulaires qu'on peut mettre en évidence, au niveau de n'importe quel type stomatique, par la voie de la pathologie expérimentale et notamment par les traitements à la colchicine (Guyot, 1964, 1970 ; Humbert, 1977).

Conclusion sur l'intérêt des types stomatiques

L'exploitation des stomates et la reconnaissance des différents types que l'on peut observer montrent clairement qu'une espèce donnée peut être définie non pas forcément par un type de stomates, comme dans les cas les plus simples, mais par la présence simultanée de plusieurs types qui, d'ailleurs, apparaissent selon un ordre privilégié (Humbert & Guyot, 1973 ; Humbert, 1977).

Le mélange de différents types se trouve être alors une sorte d'*indicateur dynamique des tendances évolutives de l'épiderme considéré*. Certaines espèces à stomates tous primitifs, anomocytiques ou anisocytiques mésopérigènes, peuvent être considérées comme représentantes des souches à partir desquelles se sont différenciées des espèces à stomates tous évolués, du type diacytique mésogène, par exemple ; les espèces présentant un mélange de types peuvent jouer le rôle de témoins intermédiaires de cette évolution.

On peut penser que si l'étude des types stomatiques présente un tel intérêt c'est qu'en fait les types correspondent à une *expression génotypique* non modifiable par le milieu extérieur et que leur définition repose sur une analyse ontogénique qui permet de les relier entre eux d'une façon qui n'est pas arbitraire.

Intérêt des types polliniques

Les résultats obtenus présentés dans les tableaux IV et V sont donnés dans l'ordre phylétique ; la filiation proposée est : pollen subrhomboïdal (très primitif) → pollen subcirculaire (primitif) → pollen ovale (moyennement évolué) → pollen subrectangulaire (évolué) → pollen équatorialo-constricté (très évolué). Cette filiation est étayée par l'ensemble des résultats palynologiques obtenus à ce jour (Cerceau-Larrival, 1962, 1967, 1968, 1971*a* et *b*, 1973, 1974, 1979) ; Cerceau-Larrival & Roland-Heydacker, 1976, 1978 ; Gruas-Cavagnetto & Cerceau-Larrival, 1978 ; RCP 286, 1974).

La classification proposée (§ Définition palynologique de la tribu) qui découle de ces tableaux est donc une classification évolutive.

Quatre des cinq types polliniques présents chez les Ombellifères se retrouvent dans cette tribu des Caucalideae : Rh, O, Rg, E. Cette tribu correspond, d'une part, à un ensemble phylétique représentatif pour la lignée cotylédonaire longue (cf. tabl. IV), puisque ces quatre types polliniques y sont représentés donnant quatre tribus palynologiques : Artedieae (Rh), Agrocharideae (O), Dauceae (Rg), Caucalideae (E), d'autre part, pour la lignée cotylédonaire ronde, à un ensemble réduit au groupe très évolué des *Turgenia*, à pollen équatorialo-constricté qui forme une tribu palynologique (Turgenieae).

Des pollens fossiles d'Ombellifères de types Rh, C et O ayant été trouvés dans des sédiments paléogènes (Gruas-Cavagnetto & Cerceau-Larrival, 1978), on peut supposer que le genre *Artedia* [1], à pollen Rh, doit descendre d'une souche très archaïque de la lignée cotylédonaire L ; le genre *Agrocharis* [2], à pollen de type O, est probablement, lui aussi, un descendant d'une souche ancienne [3], ainsi que les deux espèces de *Daucus*, à pollen de type O (*D. glochidiatus* [4] section *Anisactis* DC, et *D. pusillus* [5] section *Leptodaucus* Thell.).

La majorité des taxons étudiés est caractérisée par un type de pollen Rg (qui est vraiment le type le plus représentatif des Ombellifères actuelles, notamment dans la lignée cotylédonaire L : Cerceau-Larrival, 1979).

Ces taxons doivent correspondre à un épanouissement plus récent : *Ammodaucus*,

1. Genre monospécifique de l'est du bassin de la Méditerranée, à aire assez restreinte. Les recherches pluridisciplinaires de la RCP 286 ont montré la difficulté de situer ce genre : la phytochimie et la palynologie sont en accord pour indiquer un niveau très primitif, alors que les caractères des fruits, des stomates et des plantules sembleraient en faveur d'un niveau évolutif plus élevé.

2. Genre généralement considéré comme inclus dans le genre *Caucalis* L. (Jacques-Felix, 1970), mais Heywood (1972) et Heywood & Jury (1978), d'après les caractères morphologiques et anatomiques du fruit, ont montré qu'il en était bien distinct ; le genre *Agrocharis* renfermerait quatre espèces rencontrées dans les montagnes d'Afrique tropicale, avec un type de pollen (O) qui les distinguent nettement de celui observé chez *Caucalis platycarpos* (E).

3. D'après Jacques-Felix (1970), l'espèce *A. melanantha* des montagnes du Cameroun aurait une origine paléosubtropicale nord (berceau paléoméditerranéen).

4. Cette espèce se trouve actuellement localisée en Australie et en Nouvelle-Zélande et une révision systématique devrait permettre de la distinguer du genre *Daucus* à pollen (Rg).

5. Cette espèce se rencontre au Chili, au sud de l'Amérique du Sud, à l'ouest de l'Amérique du Nord, à l'est de la Floride et en Caroline du Nord ; il serait également intéressant d'en faire une révision systématique approfondie.

Angoseseli, *Aphanopleura*, *Astrodaucus*, *Chaetosciadium*, *Cuminum*, *Daucus*, *Exoacantha*, *Kozlovia*, *Pachytaenium*, *Psammogeton*, *Pseudorlaya*, *Szovitsia*, *Torilis*, *Turgeniopsis* [1]. L'ensemble de ces taxons présente généralement des adaptations à des conditions xérophytiques, qui se traduisent au niveau du pollen par des épaississements de l'ectexine (en Z ou E) et par un tectum très important pouvant devenir structuré (Cerceau-Larrival & Roland-Heydacker, 1978 ; Roland-Heydacker & Cerceau-Larrival, 1978).

Des études de paléopalynologie en cours (Gruas-Cavagnetto & Cerceau-Larrival, à paraître) permettront, nous l'espérons, de situer dans les temps géologiques l'apparition des Ombellifères à pollen subrectangulaire (Rg).

Quant aux taxons à pollen équatorialo-constricté (E), aussi bien dans la lignée cotylédonaire longue (*Chaetosciadium*, l'espèce *Daucus tenuisectus*, *Caucalis*, *Orlaya*), que dans la lignée ronde (*Turgenia* subgenus *Turgenia* et *Turgenia* subgenus *Lisaea*), il se trouvent tous localisés dans le bassin de la Méditerranée qui correspond à un centre de différenciation actuel de la famille (Cerceau-Larrival, 1971*b*).

Conclusion sur l'intérêt des types polliniques

L'utilisation des types polliniques repose sur des caractères morphologiques du gamétophyte non affectés par le milieu extérieur et qui, comme dans le cas précédent, correspondent à des étapes ontogéniques. Les types polliniques sont définis chez les Ombellifères par le contour interne de l'endexine (Cerceau-Larrival, 1959, 1962, 1967, 1971*b*). La valeur de ce caractère a été confirmée par différents travaux de statistiques (Van der Pluym & Hideux, 1977*a*), d'ultrastructure (Cerceau-Larrival & Roland-Heydacker, 1976), d'analyse factorielle des correspondances (Van der Pluym & Hideux, 1977*b* ; Hideux & coll., 1978) et de palynologie fossile (Gruas-Cavagnetto & Cerceau-Larrival, 1978).

Des travaux récents (Cerceau-Larrival & Roland-Heydacker, 1978) tendraient à prouver la dépendance de ce caractère (contour interne de l'endexine) du seul gamétophyte ; l'ectexine pouvant être soumise à l'influence du sporophyte par l'intermédiaire de la sporopollénine synthétisée à la surface des cellules tapétales, et il pourrait y avoir, également, une relation entre le mode de fonctionnement du tapis et la qualité du tectum (Cerceau-Larrival & coll., 1980).

Conclusions sur les intérêts conjugués des types polliniques et des types stomatiques

Le parallélisme ainsi observé entre la valeur des types stomatiques et des types polliniques reposerait donc sur l'expression de caractères à l'échelle cellulaire qui échappent aux contraintes extérieures et qui, au niveau d'une plante donnée, présentent un éventail de variations retraçant les fluctuations de ces caractères au cours de l'évolution.

L'étude des stomates, comme celle du pollen, peut donc être présentée comme l'étude de données privilégiées dont certaines caractéristiques permettent de révéler des affinités entre des groupes systématiques allant, dans le cas présent, de l'espèce au genre et à la tribu.

1. Pour la répartition géographique de ces genres se reporter à la check-list donnée en annexe.

Il s'agit là d'une méthodologie qui n'accorde pas à priori la même valeur à tous les caractères observés, mais qui, au contraire, en privilégie certains de façon à déceler les affinités significatives entre les taxons de différents niveaux.

Par des études indépendantes des pollens et des stomates, nous avons précédemment montré l'identité des corrélations qu'on peut mettre en évidence à l'échelle de la famille des Ombellifères, ou du genre *Eryngium* (Cerceau-Larrival, 1971*b*). Nous venons de montrer ici que l'exploitation conjointe de l'étude du pollen et des stomates peut aboutir à la mise en évidence des mêmes corrélations au sein de la tribu des Caucalideae.

Les résultats obtenus par ailleurs dans d'autres familles (Saxifragacées, Renonculacées, Solanacées) laissent penser qu'il est désormais possible de généraliser ces résultats et de considérer que les études de palynologie et de phytodermologie méritent d'être à la base des travaux de systématique et de phylogenèse. La méthodologie qui doit être utilisée repose sur un enchaînement logique, établi sur des données ontogéniques de types, qui permet de proposer des regroupements taxonomiques et des filiations phylogéniques ; l'intérêt de l'étude de ces caractères réside dans les corrélations qui existent entre eux et dans la relative rapidité avec laquelle ils sont observés. Il faut, en effet, noter la facilité des prélèvements qui peuvent être effectués sur des matériels frais ou d'herbier.

En outre, les modalités de variations observées à l'échelle d'un échantillon permettent de moduler cette variation de façon plus subtile que la présence ou l'absence d'un caractère : dans un genre, au niveau d'une espèce, dans une espèce au niveau des individus, s'observent des variations de détail qui font qu'un type pollinique à prédominance subrectangulaire peut avoir des rappels ancestraux de tendance ovale ou, au contraire, des formes plus évoluées tendant vers un type équatorialo-constricté (Nigaud, 1970, 1978). En ce qui concerne les stomates, cette variation se traduit également par la présence simultanée de types différents.

L'étude des pollens et des stomates permet donc de définir un niveau taxonomique dynamique qui rend compte des relations évolutives entre les espèces.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'étude des types stomatiques et palynologiques dans la tribu des Caucalideae s.l. aboutit à des définitions taxonomiques qui permettent des regroupements comparables. Cependant, l'identité de certains regroupements ne doit pas laisser conclure à la superposition parfaite des données.

En effet, certaines divisions suggérées par l'utilisation du pollen, par exemple, ne se retrouvent pas par l'utilisation des stomates et réciproquement. A titre d'exemple, *Artedia* n'apparaît pas remarquable par ses stomates par rapport au groupe le plus nombreux des Dauceae, alors que le pollen lui donne une position particulière, inversement pour *Caucalis*.

Cette constatation n'enlève rien à la validité des corrélations entre caractères polliniques et stomatiques qui montrent *globalement la correspondance dans la tribu des Caucalideae s.l. entre les stomates diacytiques (5) et le pollen subrectangulaire (Rg).*

Les variations observées par rapport à ce schéma correspondent au fait déjà remarqué : « l'évolution du type pollinique et celle du type stomatique se seraient effectuées selon les schémas proposés mais à des vitesses différentes » (Guyot, 1966 : 270) ; le fondement des corrélations qui viennent d'être remises en évidence repose, sans doute, sur le fait que les caractères utilisés sont des données d'ordre cellulaire établies à partir d'études ontogéniques (Guyot, 1965 ; Cerceau-Larrival & Roland-Heydacker, 1978 ; Cerceau-Larrival, 1979).

L'utilisation d'un seul ensemble de données, soit palynologiques, soit stomatiques, peut aboutir à des propositions systématiques et phylogéniques intéressantes. Il apparaît, néanmoins, que la confrontation des deux ensembles précise davantage les relations qui peuvent être établies entre les différents taxons. Cette précision peut se trouver d'ailleurs enrichie encore lorsque d'autres données (trichomes, plantules, etc.) sont apportées ; cependant, on peut craindre aussi que l'addition exagérée de données établies à une échelle autre que cellulaire, celle de l'organe ou de la plante entière, par exemple, introduise des facteurs plus superficiels qui risquent de perturber artificiellement les corrélations établies entre des caractères fondamentaux.

Check-list des espèces d'Ombellifères retenues
Tribu des Caucalideae
(Décembre 1973)

Agrocharis Hochst.

melanantha Hochst.	Tropical Africa (montane)

Ammiopsis Boiss.

? *aristidis* Coss. ex Batt. & Trab.	Algeria
? *daucoides* (Salzm. ex DC.) Boiss.	Morocco

Ammodaucus Coss. & Dur.

leucotrichus (Coss. & Dur.) Coss. & Dur.

Angoseseli Chiov.

mossamedensis (Welw. ex Hiern) C. Norman (= ? *mazzochii-alemannii* Chiov.)	Angola

Artedia L.

squamata L.	E. Mediterranean

Astrodaucus Drude

littoralis (Bieb.) Drude	S. USSR
orientalis (L.) Drude	S. USSR
persicus (Boiss.) Drude	S. Transcaucasia and Iran

Caucaliopsis H. Wolff

stolzii H. Wolff	Nyasaland

Caucalis L.

platycarpos L. (including *C. bischoffii* Kozo-Pol.)	C. and S. Europe and S. W. Asia
incognita C. Norman	C. Africa
pedunculata Baker (= *C. longisepala* Engler)	E. tropical Africa

Chaetosciadium Boiss.

trichospermum (L.) Boiss.	Levant

Cuminum L.

cyminum L.	C. and S. W. Asia, N. Africa and cultivated
borszczowii (Regel & Schmalh.) Lipsky	C. Asia
setifolium (Boiss.)	C. Asia, Iran

Daucus L.

SECTION *Daucus* (incl. section *Meoides* (Lange) Calest.)	
biseriatus Murb.	N. W. Africa (Sahara)
blanchei Reut.	Lebanon
carota L.	Europe, C. and S. W. Asia, N. Africa, Ethiopia, Canaries, widely introduced
crinitus Desf.	Spain and N. W. Africa
gracilis Steinh.	N. Africa
guttatus Sibth. & SM.	E. Mediterranean
involucratus Sibth. & SM.	Greece and Aegean
jordanicus Post	Jordan
littoralis Sibth. & SM.	E. Mediterranean
sahariensis Murb.	N. W. Africa
setifolius Desf.	Spain and N. W. Africa
tenuisectus Coss. ex Battand.	Morocco
SECTION *Anisactis* DC. (= *Durieu* Boiss. & Reuter)	
durieua Lange	Spain and N. W. Africa
glochidiatus (Labill.) Fischer & C. A. Meyer.	Australia and New Zealand
hochstetteri A. Braun ex Engler	Ethiopia
montanus Humb. & Bonpl. ex Sprengel (= *D. australis* Poepp. ex DC.)	W., S. and C. America
subsessilis Boiss.	Levant and Cyprus
SECTION *Leptodaucus* Thell.	
pusillus Michaux (= *hispidifolius* Clos = *montevidensis* Link ex Sprengel)	Chile, S. South America, W. North America, East to Florida and N. Carolina
SECTION *Chrysodaucus* Thell.	
aureus Desf.	Mediterranean and Canaries
SECTION *Platyspermum* (Hoffm.) DC.	
muricatus (L.) L.	W. Mediterranean
SECTION *Pseudoplatyspermum* Thell.	
bicolor Sibth. & Sm. (= *broteri* Tenore)	E. Mediterranean
syrticus Murb.	N. Africa

Lisaea Boiss.

heterocarpa (DC.) Boiss.	N. W. Iran and S. Transcaucasia
papyracea Boiss. (incl. L. *armena* Schischkin)	W. Anatolia, Russia and Turkish Armenia
strigosa (Banks & Sol.) Eig (= *L. syriaca* Boiss.)	

Orlaya Hoffm.

daucoides (L.) Greuter (incl. *O. topaliana* Beauvard-Thessaly)	S. Europe, S. W. Asia, N. Africa
daucorlaya Murb.	W. part of Balkan Peninsula, Italy
grandiflora (L.) Hoffm.	C. and S. Europe, Transcaucasia, N. Persia

Pachyctenium Maire & Pamp.

mirabile Maire & Pamp.	Cyrenaica

Psammogeton Edgew.

brevisetum Boiss.	S. Iran
canescens (DC.) Vatke	C. Asia, Iran, Himalaya

Pseudorlaya Murb.

minuscula (Pau) Lainz	W. Mediterranean
pumila (L.) Grande	Mediterranean

Torilis Adans

arvensis (Huds.) Link	W., S. and C. Europe, C. & S. W. Asia, N. Africa, introduced in N. America and Australasia
? *chrysocarpa* Boiss. & Bal.	
? *gaillardotii* (Boiss.) Drude	
japonica (Houtt.) DC.	Europe, E. Asia, introduced in N. America, etc.
leptocarpa (Hochst.) C. C. Townsend	Asia Minor
leptophylla (L.) Reichenb. f.	S. Europe, S. W. Asia, N. Africa and Canaries
nodosa (L.) Gärtn.	S. W. Europe, W. Asia, N. Africa, Canaries
scabra (Thunb.) DC.	China, Japan, Formosa, Korea, Pakistan, Nonin Is., Ryuku Is., introduced in N. America
stocksiana (Boiss.) Drude	Iran
tenella (Delile) Reichenb. f.	S. Greece, S. W. Asia
triradiata Boiss. & Heldr.	S. Anatolia
ucranica Sprengel	Southern part of E. Europe

Turgenia Hoffm.

latifolia (L.)Hoffm.	C. and S. Europe, C. and S. W. Asia to Himalaya, India and Afghanistan, W. Africa
lisaeoides C. C. Townsend	Iraq

Turgeniopsis Boiss.

foeniculacea (Fenzl.) Boiss.	S. W. Asia, Bulgaria

Yabea Kozo-Pol.

microcarpa (Hooker & Arnott) Kozo-Pol.

EXCLUDENDA

Exoacantha Labill.

heterophylla Labill. E. Mediterranean

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Al Attar, A., 1974. — Studies in the systematic anatomy, embryology and morphology of the *Umbelliferae* tribe *Caucalideae*. Ph. D. Thesis, University of Reading.

Bessis, J., & M. Guyot, 1973. — Les types stomatiques chez les Solanacées. *C. r. 96e Congr. Nat. Socs sav.*, Toulouse, 1971, **5** : 289-298.

Bessis, J., & M. Guyot, 1978. — An attempt to use stomatal characters in systematic and phylogenetic studies of the *Solanaceae*. *In* : The Biology and Taxonomy of the *Solanaceae*. *Linn. Soc. Symp. ser.*, nº **7** : 321-328.

Carbonnier, J., O. Fatianoff, & D. Molho, 1978. — Phytochimie comparée des taxons rattachés à la tribu des *Peucedaneae* (*Umbelliferae-Apioideae*). *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères* (Perpignan, 1977). « Contributions pluridisciplinaires à la Systématique » : 387-513.

Cauwet-Marc, A. M., 1976. — Biosystématique des espèces vivaces de *Bupleurum* L. (*Umbelliferae*) du bassin méditerranéen occidental. Thèse Doct. ès Sc. Université de Perpignan, 848 p., 42 fig., 12 tabl., 40 pl., 24 cartes.

Cauwet-Marc, A. M., J. Carbonnier, M.-Th. Cerceau-Larrival, R. Dodin, & M. Guyot, 1978. — Contribution pluridisciplinaire à la connaissance du genre *Bupleurum* L. *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères* (Perpignan, 1977). « Contributions pluridisciplinaires à la Systématique » : 623-652.

Cerceau-Larrival, M.-Th., 1959. — Clé de détermination des Ombellifères de France et d'Afrique du Nord, d'après leurs grains de pollen. *Pollen Spores*, **1** (2) : 145-190.

— 1962. — Plantules et pollens d'Ombellifères. Leur intérêt systématique et phylogénique. Thèse Doct. d'État, Paris. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. B, **14** : 1-166.

— 1965. — Le pollen d'Ombellifères méditerranéennes. III. — *Scandicineae* Drude. IV. — *Dauceae* Drude. *Pollen Spores*, **7** (1) : 35-62.

— 1967. — Corrélations de caractères chez les grains de pollen d'Ombellifères. *Rev. Palaeobot. Palyn.*, **4** : 311-324.

— 1968. — Contribution palynologique et biogéographique à l'étude biologique de l'Amérique australe. *In* : Biologie de l'Amérique Australe. CNRS : 11-197.

— 1971*a*. — Plantules et pollens dans le genre *Eryngium* L. Relations avec la Biogéographie. *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, **424** : 104-112.

— 1971*b*. — Morphologie pollinique et corrélations phylogénétiques chez les Ombellifères. *In* : V. H. Heywood (Ed.), The Biology and Chemistry of the *Umbelliferae*. *J. Linn. Soc., Bot.*, **64** (1) : 109-156.

— 1973. — Corrélations de caractères pour une étude biologique du genre *Eryngium* L. *C. r. 96e Congr. Nat. Socs sav.*, Toulouse, 1971, Sciences, **5** : 451-477.

— 1974. — Palynologie et répartition des Ombellifères australes actuelles. Relations avec les géoflores Tertiaires. *Sci. Geol. Bull.* (Strasbourg, 1974), **27** (1-2) : 117-134.

— 1979. — Intérêt de l'ontogénie pour la classification évolutive d'une famille : Série foliaire des Ombellifères. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **126** (Actual. bot., 3) : 39-53.

Cerceau-Larrival, M.-Th., M. Hideux, L. Marceau, & F. Roland-Heydacker, 1970. — Cassure du pollen par les ultrasons, pour l'étude structurale de l'exine au microscope électronique à balayage. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **270** : 66-69.

Cerceau-Larrival, M.-Th., & F. Roland-Heydacker, 1976. — Ontogénie et ultrastructure de pollens d'Ombellifères. Tapis et Corps d'Ubisch. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, série D, **283** : 29-32.

Cerceau-Larrival, M.-Th., F. Roland-Heydacker, & M. C. Carbonnier-Jarreau, 1977. — Contribution palynologique à l'étude de *Vanasushava pedata*, Ombellifère archaïque du Sud de l'Inde. *Pollen Spores*, **19** : 285-297.

Cerceau-Larrival, M.-Th., & F. Roland-Heydacker, 1978. — Apport de la palynologie à la connaissance des Ombellifères actuelles et fossiles. *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique » : 213-229.

Cerceau-Larrival, M.-Th., L. Derouet, & A. Munsch, 1980. — Primitive and advanced characters of tectum in *Umbelliferea* in relation to tapetum. *Abstract Vth international Palynological Conference*, Cambridge, juillet 1980.

Crowden, R. K., J. B. Harborne, & V. H. Heywood, 1969. — Chemosystematics of the *Umbelliferae*. A general survey. *Phytochemistry*, **8** : 1963-1984.

Decamps, O., 1976. — Ontogenèse des Renonculacées. Essai d'utilisation des méthodes quantitatives. Thèse de Doctorat ès Sciences Naturelles. Toulouse.

Francey, P., 1936. — Étude de l'appareil stomatique chez les Dicotylédones dans un but taxinomique. *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, **59** (239) : 1-12.

Fryns-Claessens, E., & W. Van Cotthem, 1973. — A new classification of the ontogenetic types of stomata. *Bot. Rev.*, **39** (1) : 71-137.

Gorenflot, R., & F. Moreau, 1971. — Types stomatiques et phylogénie des Saxifraginées (Saxifragacées). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **270** : 2802-2805.

Gruas-Cavagnetto, C., & M.-Th. Cerceau-Larrival, 1978. — Présence de pollens d'Ombellifères fossiles dans le paléogène du Bassin Anglo-Parisien : premiers résultats. *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique » : 255-267.

Guyot, M., 1964. — Action de la colchicine sur le développement des stomates de *Vicia faba*. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **158** (8-9) : 1722-1724.

— 1965. — Les types stomatiques et la classification des Ombellifères. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **260** : 3739-3742.

— 1966. — Les stomates des Ombellifères. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **113** (5-6) : 244-273.

— 1970. — Action de la colchicine sur la différenciation des cellules stomatiques. *In* : « Colloque de Cytologie expérimentale », novembre 1969. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **117** : 229-238.

— 1971*a*. — Phylogenetic and systematic value of stomata of the *Umbelliferae-Caucalideae*. *In* : The Biology and Chemistry of the *Umbelliferae*. *J. Linn. Soc.*, Bot., **64** (1) : 199-214.

— 1971*b*. — Types stomatiques et biogéographie du genre *Eryngium*. *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogeogr.*, **424** : 113-125.

— 1978*a*. — Contribution phytodermologique (types stomatiques, morphologie des poils) à l'étude de *Vanasushava pedata* (Wight) Mukherjee et Constance, Ombellifère du Sud de l'Inde. *Revue gén. Bot.*, **85** : 11-19.

— 1978*b*. — Intérêt des études de phytodermologie dans la Famille des Ombellifères. *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique » : 133-148.

Harborne, J. B., 1971. — Flavonoïd and phenylpropanoïd patterns in the *Umbelliferae*. *In* : The biology and Chemistry of the *Umbelliferae*. *J. Linn. Soc.*, Suppl. 1, Bot., **64** : 293-314.

— 1976. — A unique Pattern of Antocyanins in *Daucus carota* and other *Umbelliferae*. *Biochem. Syst. Ecol.*, **4** 31-35.

Harborne, J. B., & C. A. Williams, 1972. — Flavonoïd patterns in the fruits of the *Umbelliferae*. *Phytochemistry*, **11** : 1741-1750.

Harborne, J. B., & L. King, 1976. — Flavonoid Sulphates in the *Umbelliferae*. *Biochem. Syst. Ecol.*, **4** : 111-115.

Heywood, V. H., 1968. — Scanning electron microscopy and microcharacters in the fruit of the *Umbelliferae-Caucalideae*. *Proc. Linn. Soc.*, London, **179** : 287-289.

— 1971. — Chemosystematic studies in *Daucus* and allied genera. *Boissiera*, **19** : 345-347.

— 1972. — The taxonomic position of *Agrocharis* Hochst. and allied genera. *Notes R. bot. Gnd Edinb.*, **32** (2) : 211-215.

— 1978. — Multivariate taxonomic synthesis of the tribe *Caucalideae*. *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique » : 727-736.

Heywood, V. H., & K. M. M. Dakshini, 1971. — Fruit structure in *Umbelliferae-Caucalideae*. *In* : V. H. Heywood (Ed.), The Biology and Chemistry of *Umbelliferae*. Academic Press., London : 215-232.

Heywood, V. H., & S. L. Jury, 1978. — *Agrocharis*. *In* : E. Launert (Ed.), Flora Zambesiaca. **4** : 572-575.

Hideux, M., M. Nigaud, C. Pardo, & A. van der Pluym, 1978. — Apport de l'analyse factorielle des correspondances en palynologie : cas de quelques Ombellifères. *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la Systématique » : 563-573.

Humbert, C., 1977. — Recherches sur la différenciation des stomates. *Revue gén. Bot.*, **84** : 241-304.

Humbert, C., & M. Guyot, 1973. — Types stomatiques et croissance de la feuille chez *Vicia faba*. *C. r. 96e Congr. Socs sav.*, Toulouse, 1971, **5** : 329-344.

Jacques-Félix, H., 1970. — Contribution à l'étude des *Umbellifloreae* du Cameroun. *Adansonia*, ser. 2, **10** : 35-94.

Jury, S. L., 1978*a*. — Taxonomic studies in the *Umbelliferae* tribe *Caucalideae*. Thèse Ph. D. University of Reading. 417 p.

— 1978*b*. — Tuberculate fruits in the *Umbelliferae*, tribe *Caucalideae*. *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique » : 149-159.

Mandenova, I. P., J. Carbonnier, M. C. Carbonnier-Jarreau, A. M. Cauwet-Marc, M.-Th. Cerceau-Larrival, M. Guyot, D. Molho, & J. P. Reduron, 1978. — Contribution à l'étude du genre *Tetrataenium* (DC.) Manden. *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique » : 675-725.

Molho, D., P. Jössang, M. C. Jarreau, & J. Carbonnier. 1971. — Dérivés furannocoumariniques du genre *Heracleum* et plus spécialement de *Heracleum sprengelianum* Wight et Arn. et *Heracleum ceylanicum* Gardn ex C. B. Clarke. Étude phylogénique. *In* : Biology and chemistry of the *Umbelliferae*. *J. Linn. Soc.*, Suppl. 1, Bot., **64** : 337-360.

Moreau, F., 1971. — Apport des caractères stomatiques à la taxinomie et à la phylogénie des Saxifragées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **118** : 381-428.

Mc Neill J., P. F. Parker, & V. H. Heywood, 1969. — A taxonomic approach to the classification of the spiny fruited numbers (tribe *Caucalideae*) of the flowering plant family *Umbelliferae*. *In* : A. J. Cole, Numerical Taxonomy. Academic Press. London & New York : 129-147.

Nigaud, M., 1970. — Contribution palynologique à l'étude du genre *Peucedanum* L. (*Umbelliferae*). D.E.S., Faculté des Sciences Paris.

— 1978. — Contribution palynologique à l'étude de l'espèce *Peucedanum palustre* Moench· (*Umbelliferae*). *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la Systématique » : 231-241.

Payne, W. W., 1979. — Stomatal patterns in embryophytes : their evolution, ontogeny and interpretation. *Taxon*, **28** (1, 2, 3) : 117-132.

R.C.P. 286, 1974. — Rapport d'activité (1972-1974). Document ronéotypé, 42 p.

Roland-Heydacker, F., & M.-Th. Cerceau-Larrival, 1978. — Ultrastructure du tectum de pollens d'Ombellifères. *Grana*, **17** : 81-89.

Saenz de Rivas, C., 1974. — Datos sobre el genero *Pseudorlaya* (Murb.) Murb. (*Umbelliferae*). *An. Inst. bot. A. J. Cavanillo*, **31** (2) : 191-204.

Saenz de Rivas, C., & V. H. Heywood, 1974. — Estudio preliminar sobre los *Daucus* de la España peninsular. *An. Inst. bot. A. J. Cavanillo*, **31** (1) : 97-118.

Tomlinson, P. B., 1974. — Development of the stomatal complex as a taxonomic character in the Monocotyledons. *Taxon*, **23** (1) : 109-128.

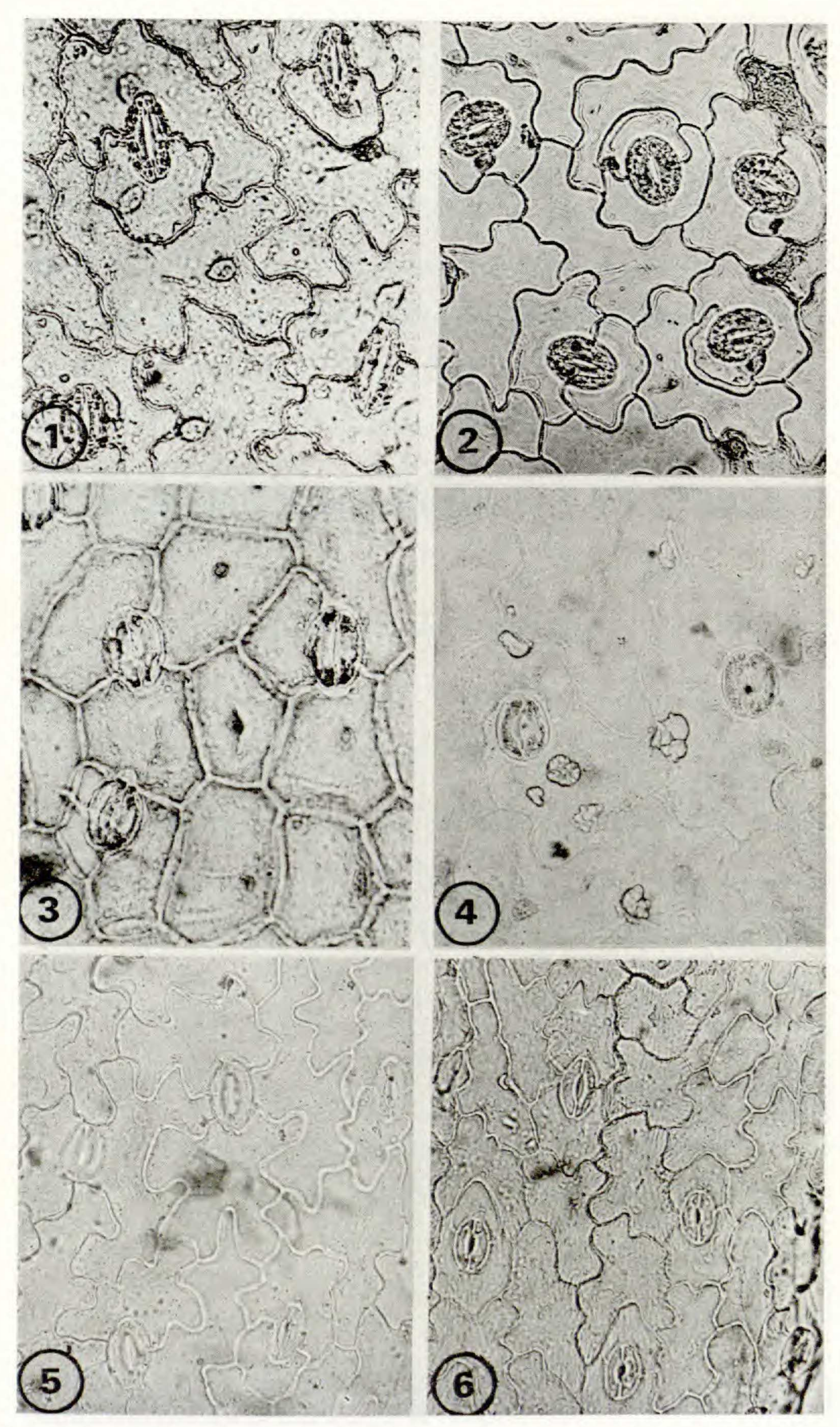
Van Cotthem, W., 1970. — A classification of stomatal types. *J. Linn. Soc.*, Bot., **63** : 235-246.

Van der Pluym, A., & M. Hideux, 1977*a*. — Application d'une méthodologie quantitative à la palynologie d'*Eryngium maritimum* (*Umbelliferae*). *Plant. Syst. Evol.*, **127** : 55-85.

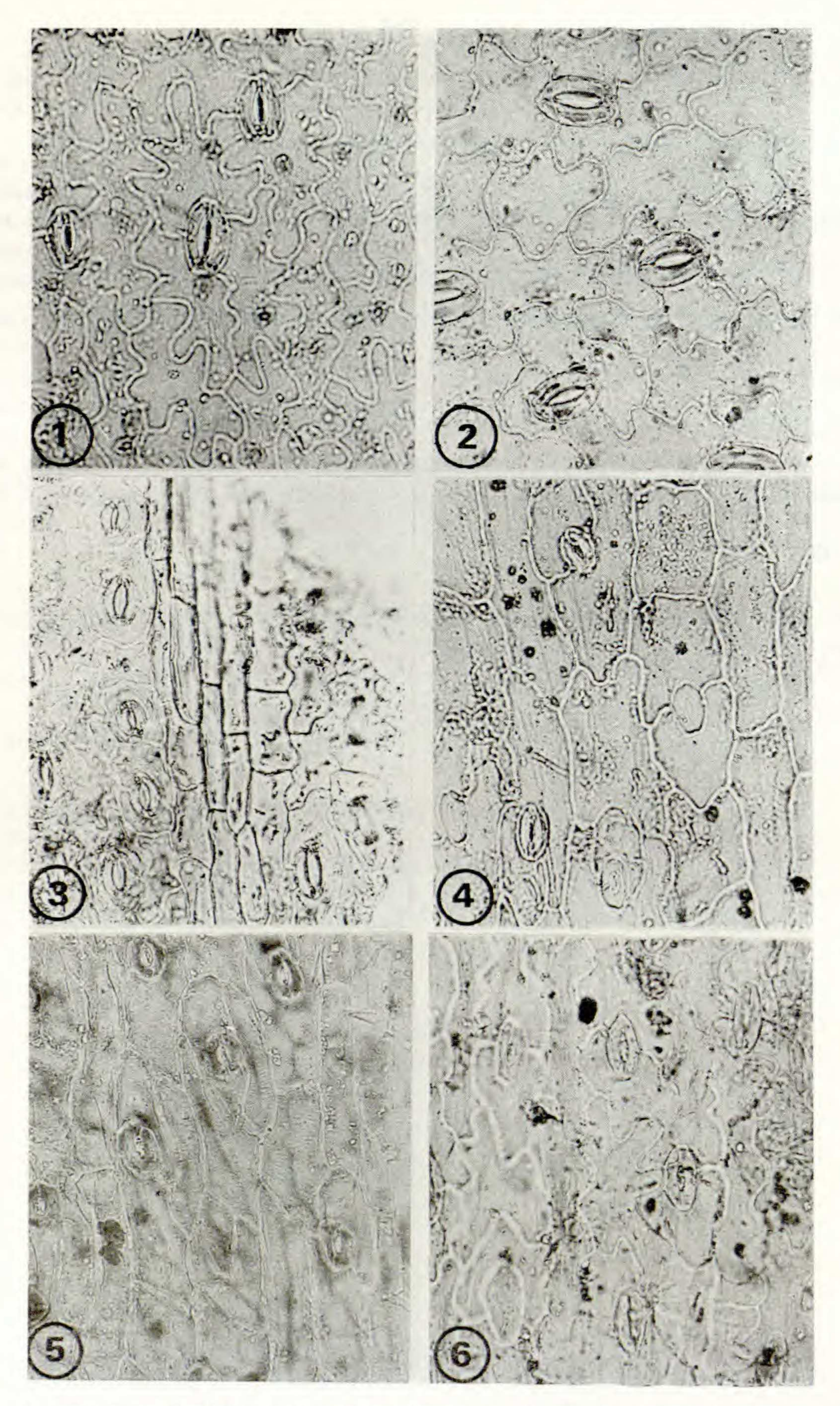
Van der Pluym, A., & M. Hideux, 1977*b*. — Numerical analysis of pollen grain populations of *Eryngium maritimum* L. (*Ombelliferae*). *Rev. Palaeobot. Palyn.*, **24** : 119-139.

Williams, C. A., & J. B. Harbone, 1972. — Essential oils in the spiny-fruited *Umbelliferae*. *Phytochemistry*, **11** : 1981-1987.

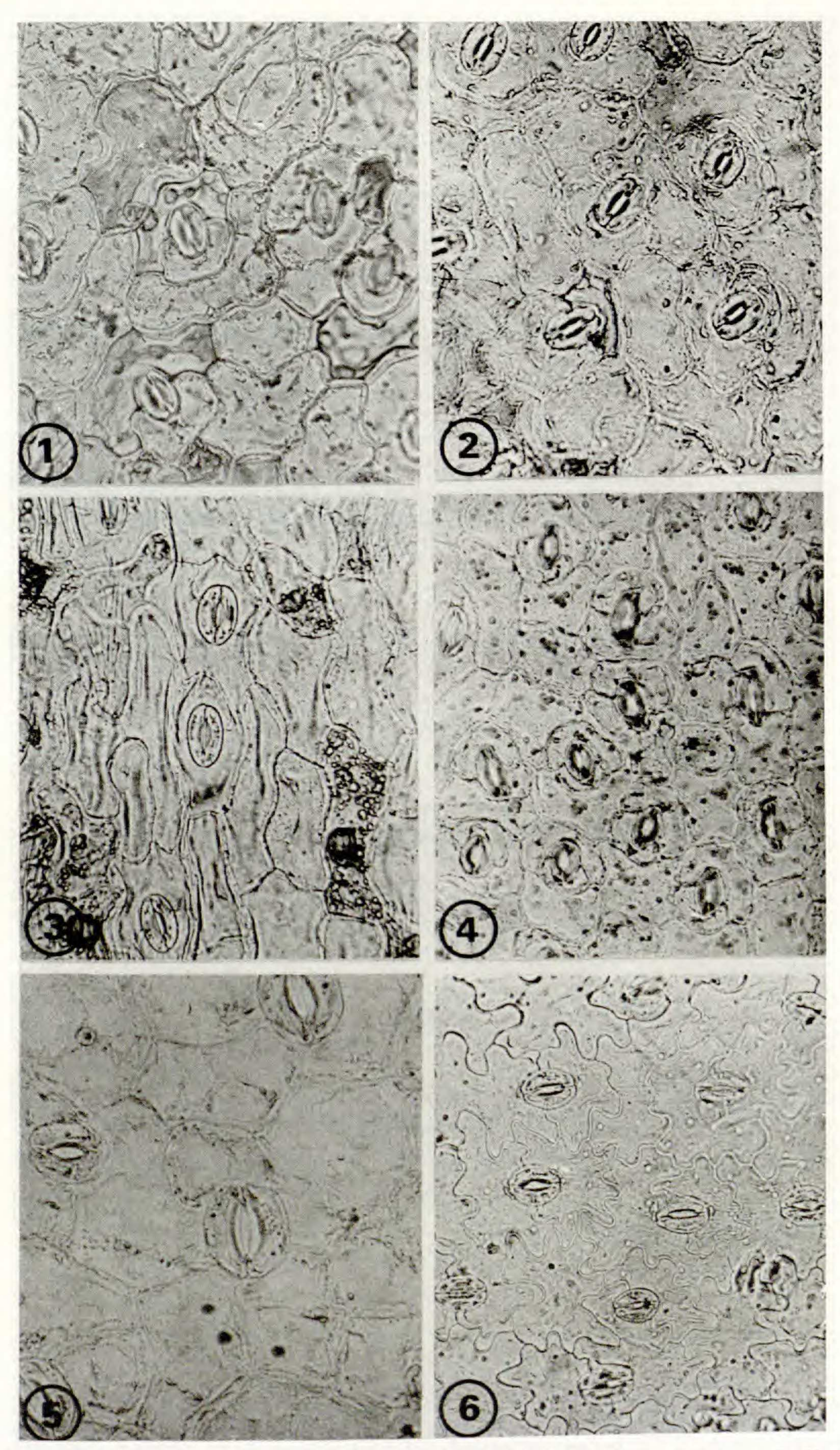
Manuscrit déposé le 17 octobre 1980.



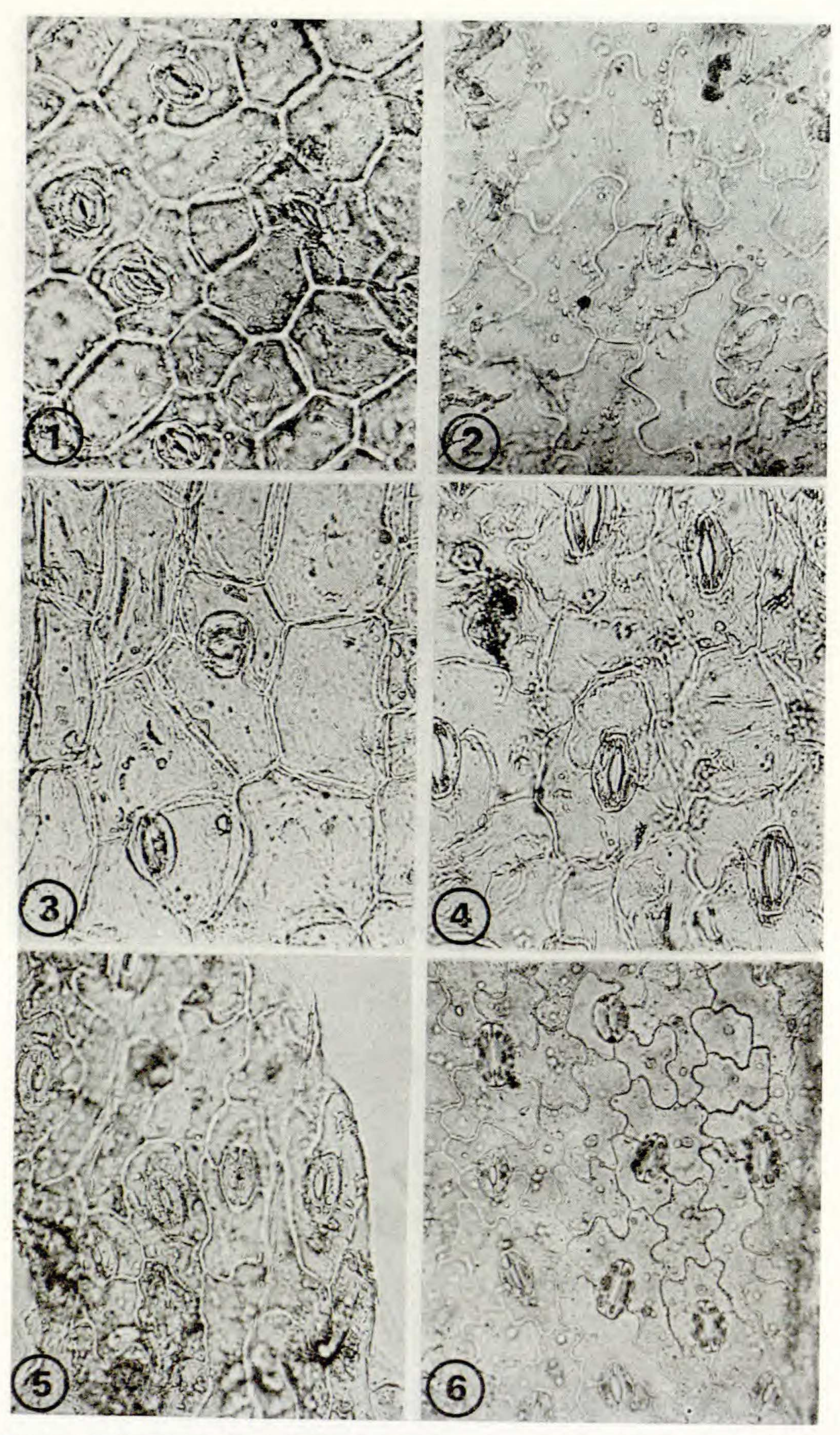
Pl. I. — 1, *Agrocharis melanantha*. 2, *Agrocharis incognita*. 3, *Ammodaucus leucotrichus*. 4, *Angoseseli mossamedensis*. 5. *Aphanopleura leptoclada*. 6, *Artedia squamata*.



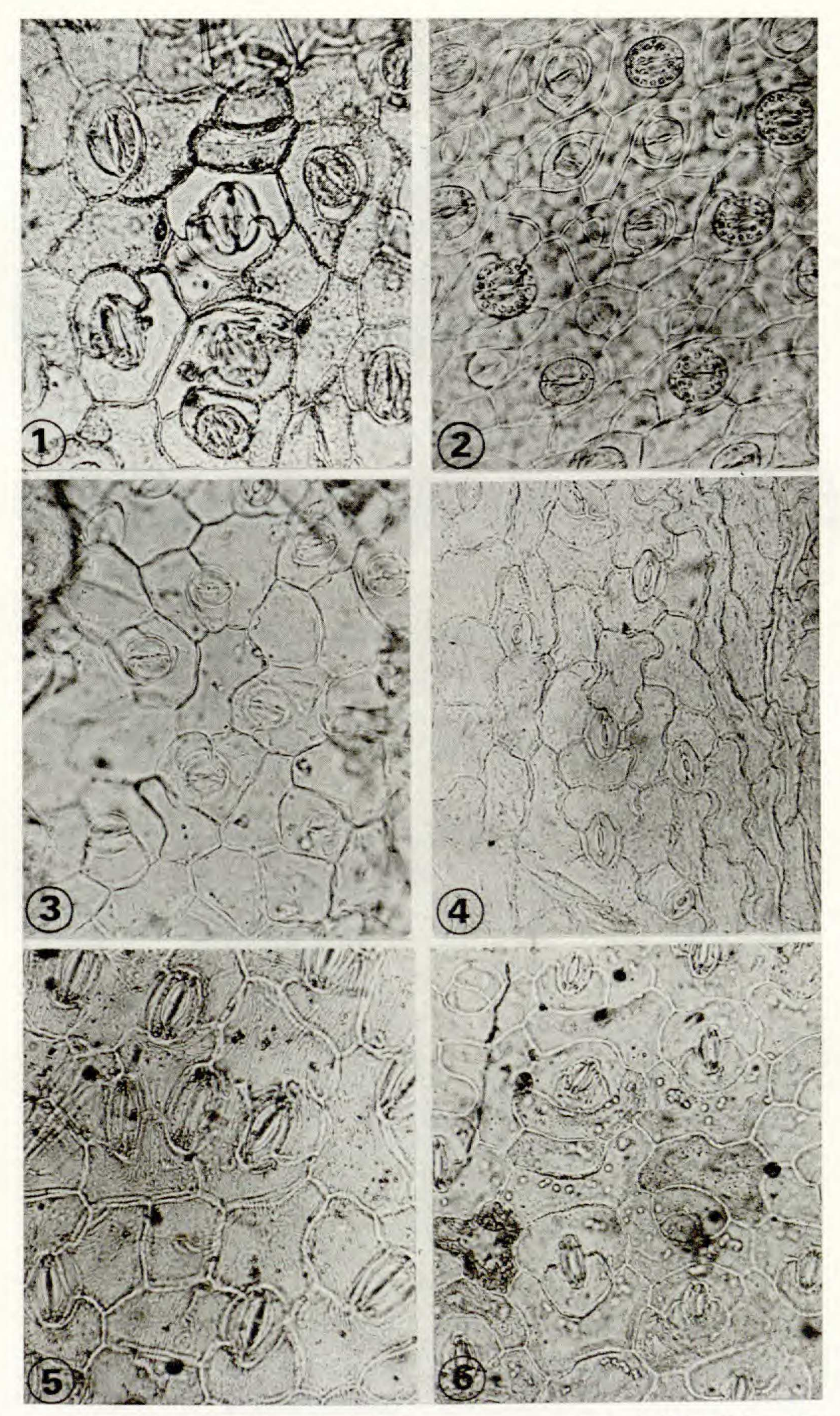
Pl. II. — 1, *Astrodaucus orientalis*. 2, *Caucalis platycarpos*. 3, *Chaetosciadum trichospermum*. 4, *Cuminum borszczowii*. 5, *Cuminum cyminum*. 6, *Cuminum setifolium*.



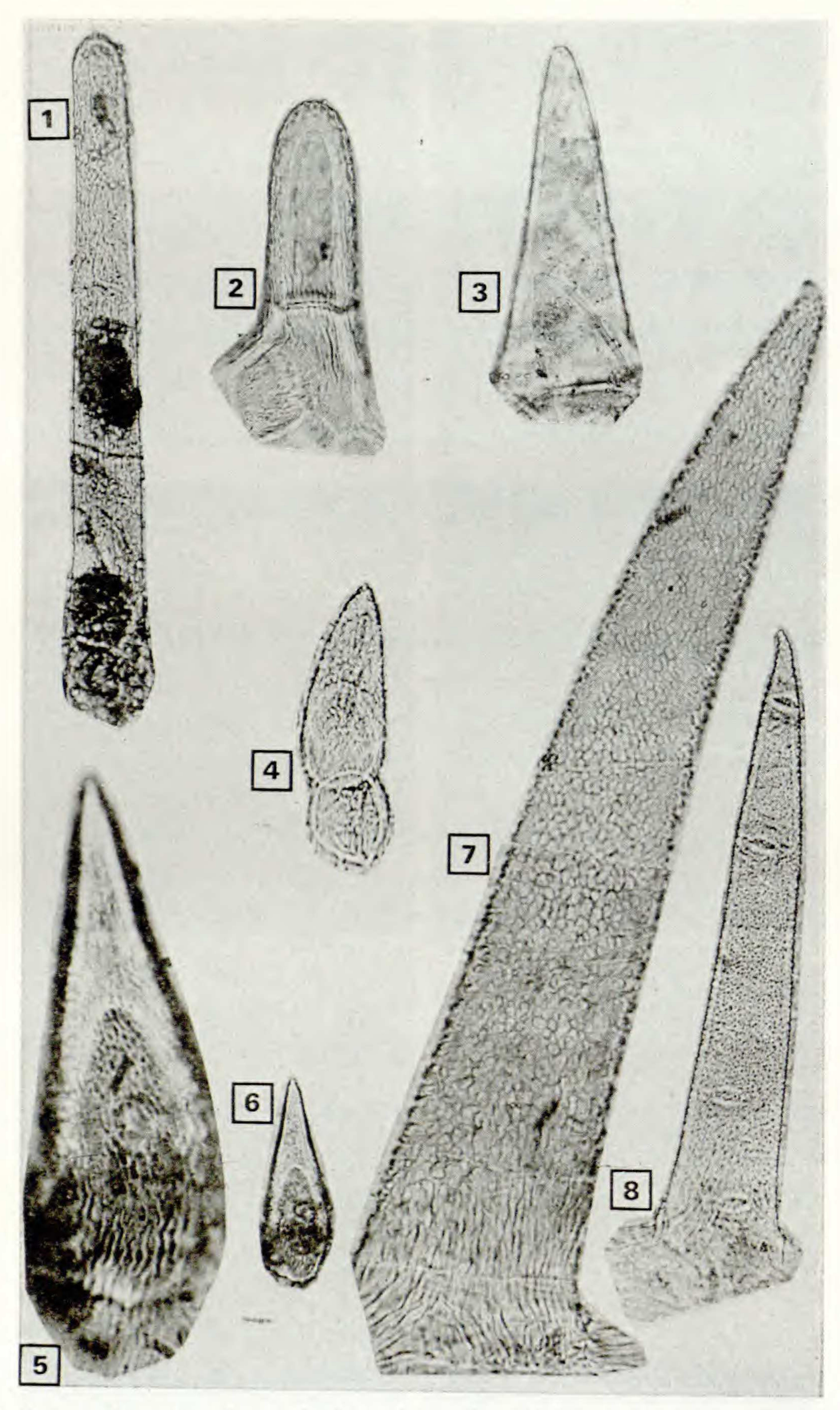
Pl. III. — 1, *Daucus blanchei*. 2, *Daucus carota*. 3, *Daucus setifolius*. 4, *Daucus aureus*. 5, *Kozlovia paleacea*. 6. *Orlaya grandiflora*.



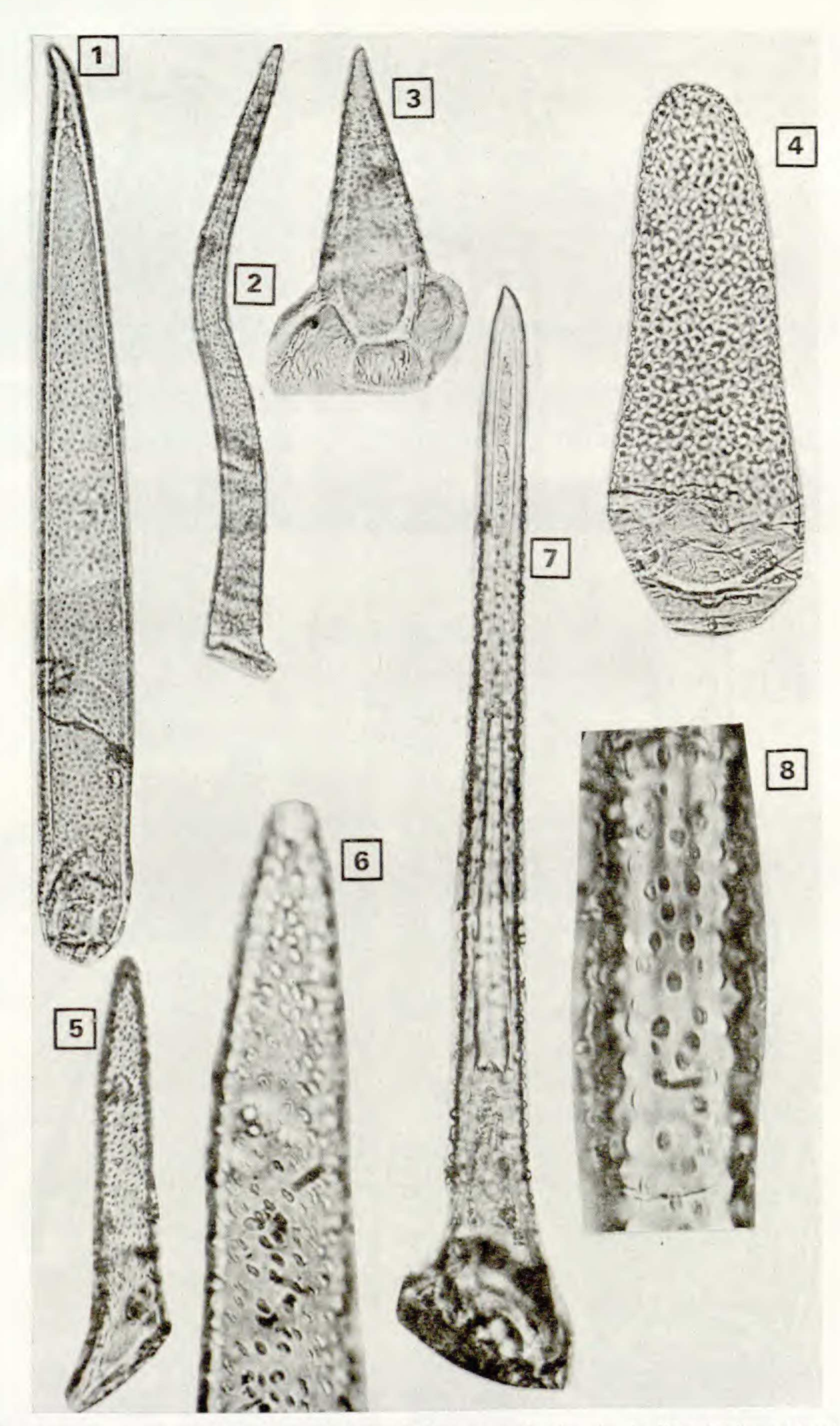
Pl. IV. — 1, *Pachyctenium mirabile*. 2, *Psammogeton canescens*. 3, *Pseudorlaya biseriatus*. 4, *Pseudorlaya pumila*. 5, *Szovitzia callicarpa*. 6, *Torilis arvensis*.



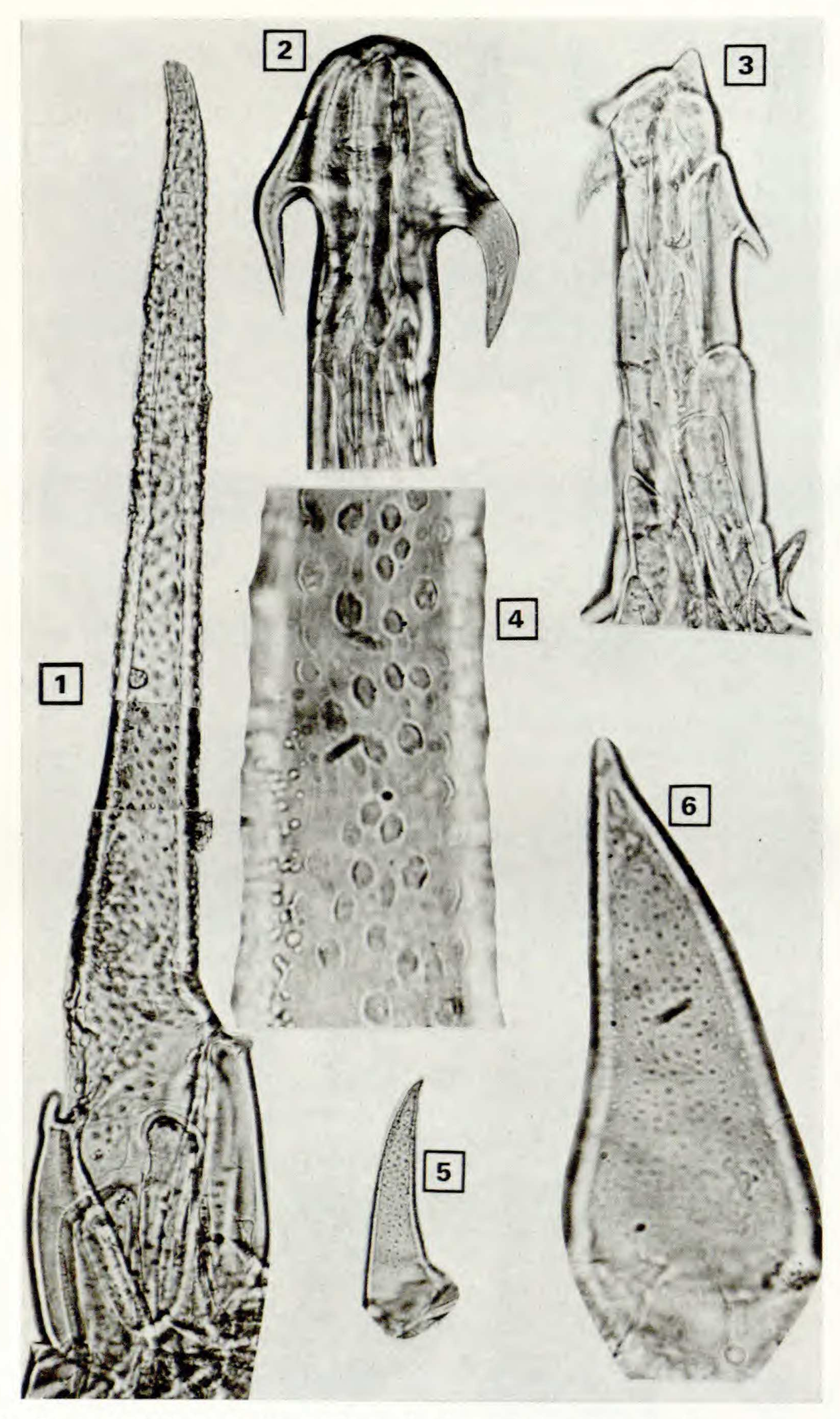
Pl. V. — 1, *Turgenia latifolia*. 2, *Turgenia latifolia* (jeunes stomates). 3, *Turgenia papyracea*. 4, *Turgeniopsis fœniculacea*. 5, *Exoacantha heterophylla*. 6, *Ammiopsis daucoïdes*.



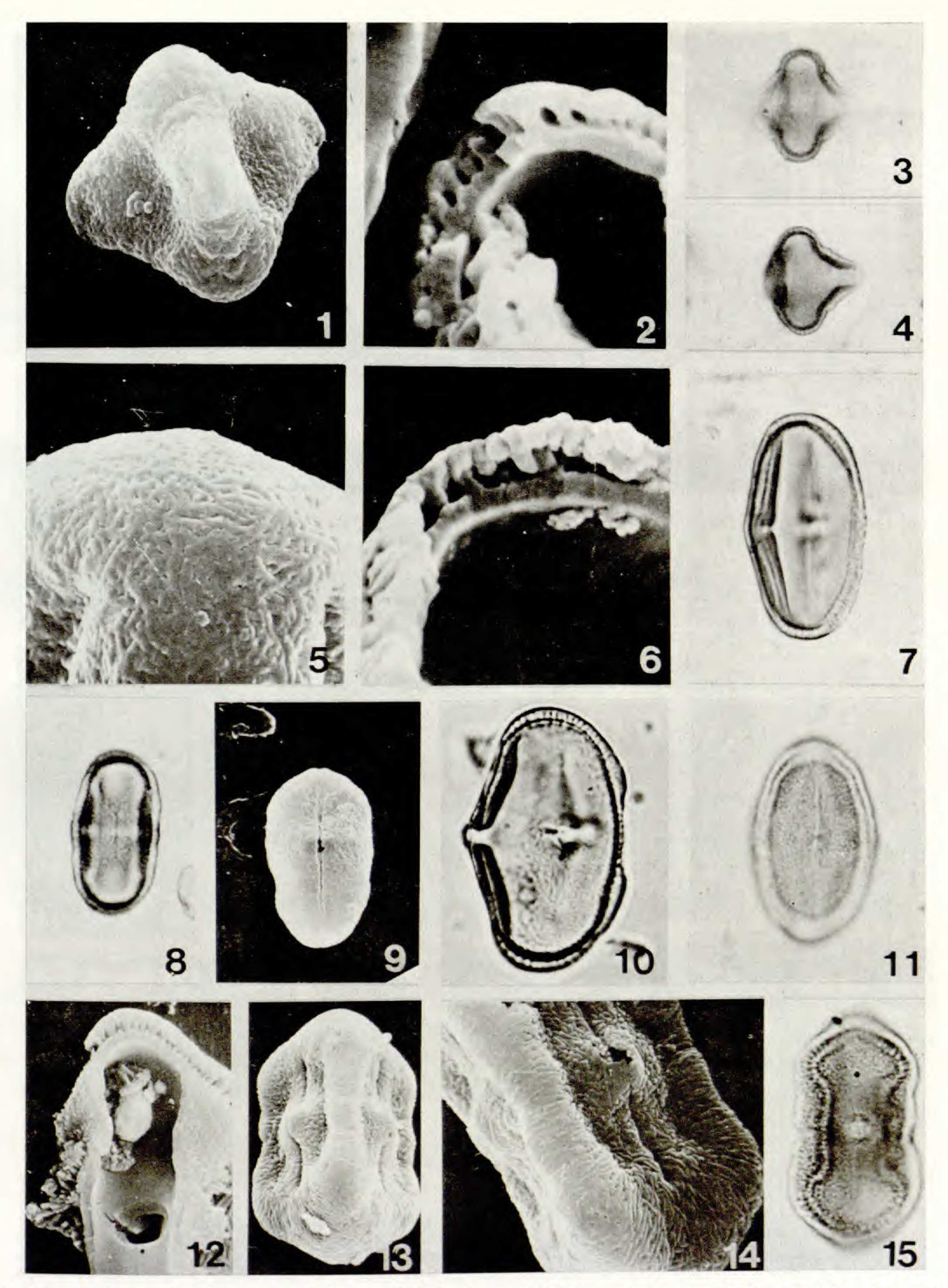
Pl. VI. — 1, *Angoseseli mossamedensis*. 2, *Ammodaucus leucotrichus*. 3, *Kozlovia paleacea*. 4, *Astrodaucus orientalis*. 5, *Artedia squamata* (× 100). 6, *Artedia squamata* (× 40). 7, *Caucalis platycarpos* (× 100). 8. *Caucalis platycarpos* (× 40).



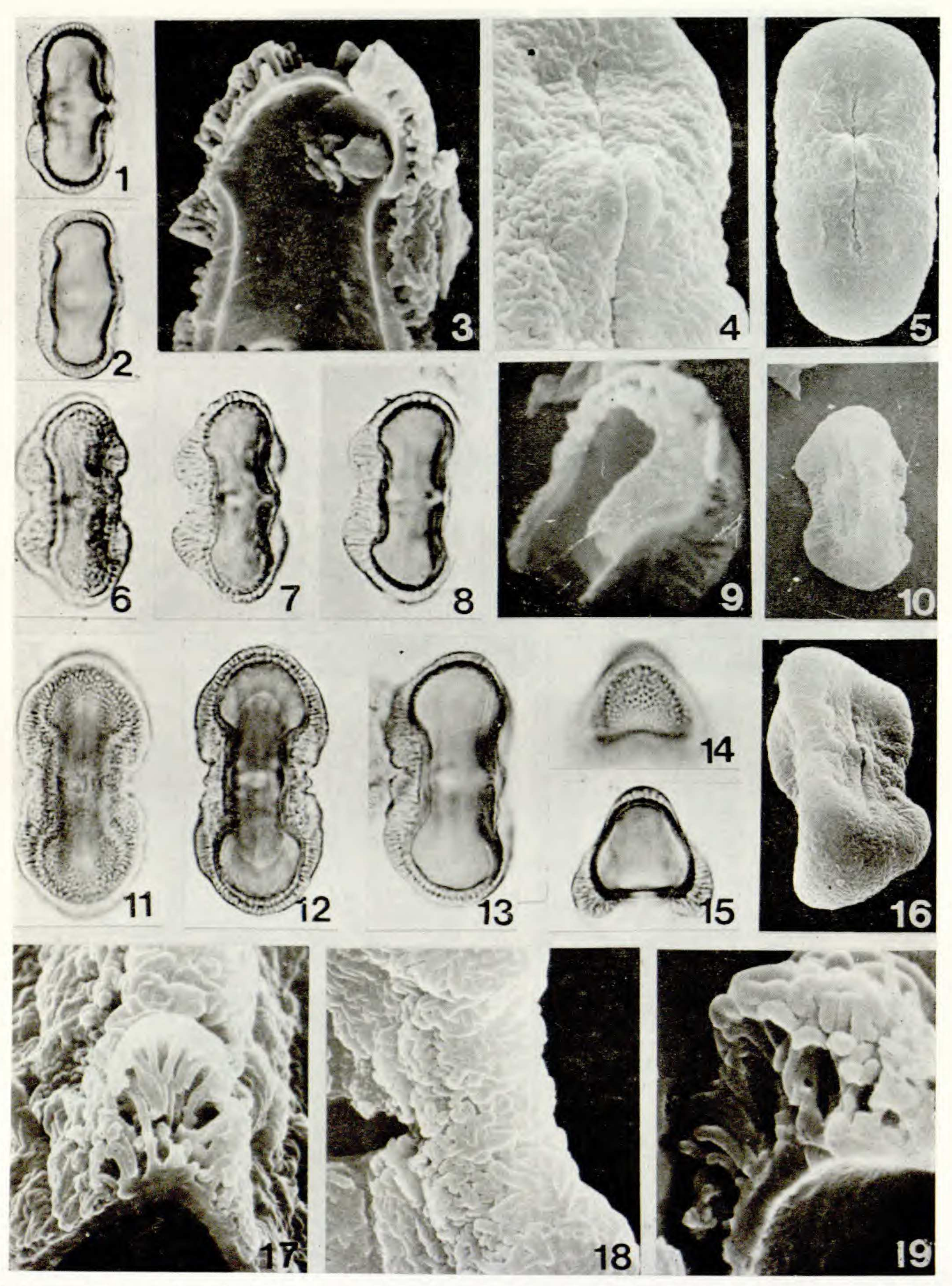
Pl. VII. — 1, *Daucus carota*. 2, *Daucus setifolius*. 3, *Daucus sahariensis*. 4, *Pseudorlaya biseriatus*. 5, *Yabea microcarpa* (× 40). 6, *Yabea microcarpa* (× 100). 7, *Torilis arvensis* (× 40). 8, *Torilis arvensis* (× 100).



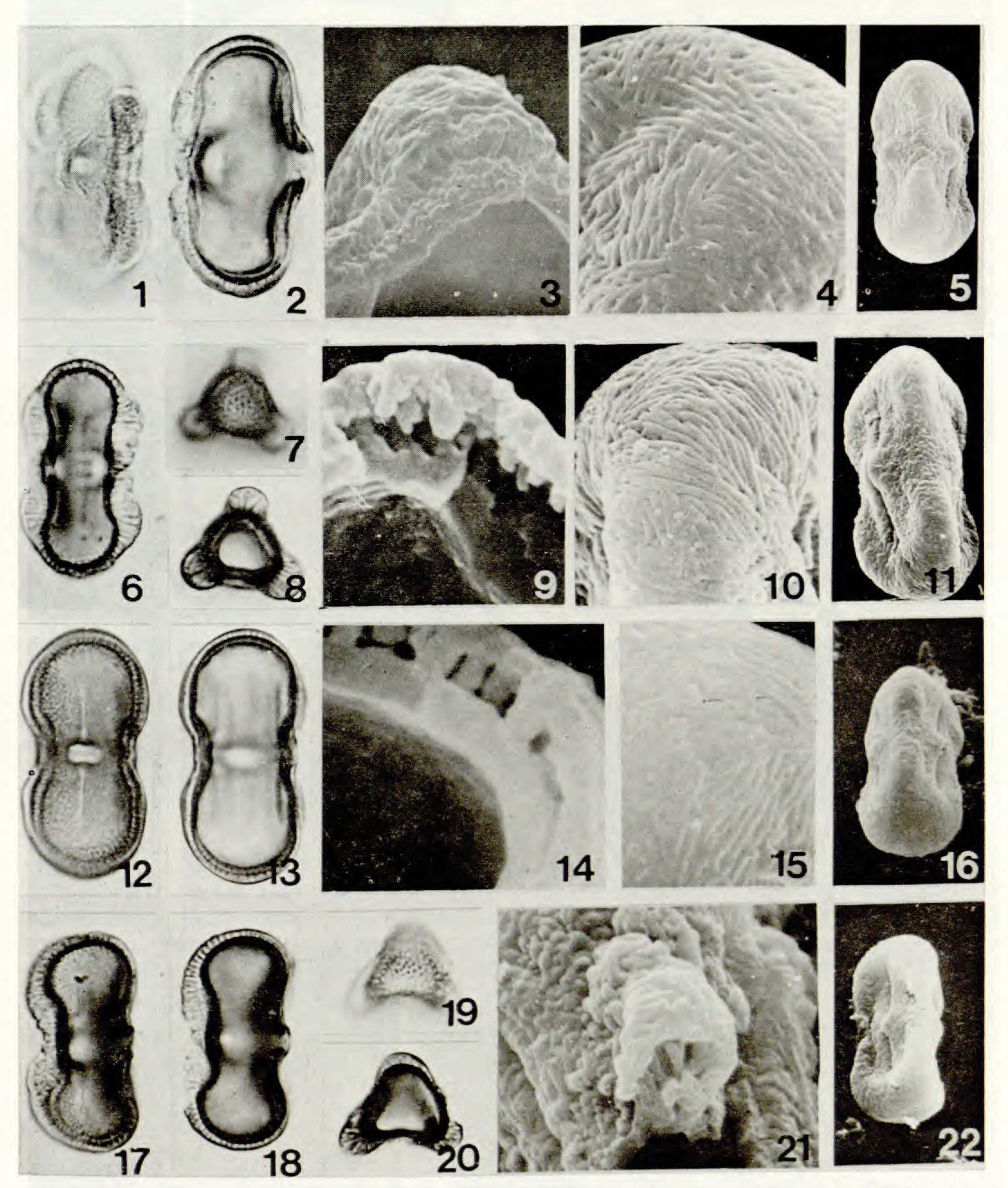
Pl. VIII. — 1, *Turgenia latifolia* (poil complexe). 2, *Turgenia papyracea* (poil complexe × 100). 3, *Turgenia papyracea* (poil complexe × 40). 4, *Turgenia latifolia* (× 100). 5, *Turgenia papyracea* (× 40) 6, *Turgenia papyracea* (× 100).



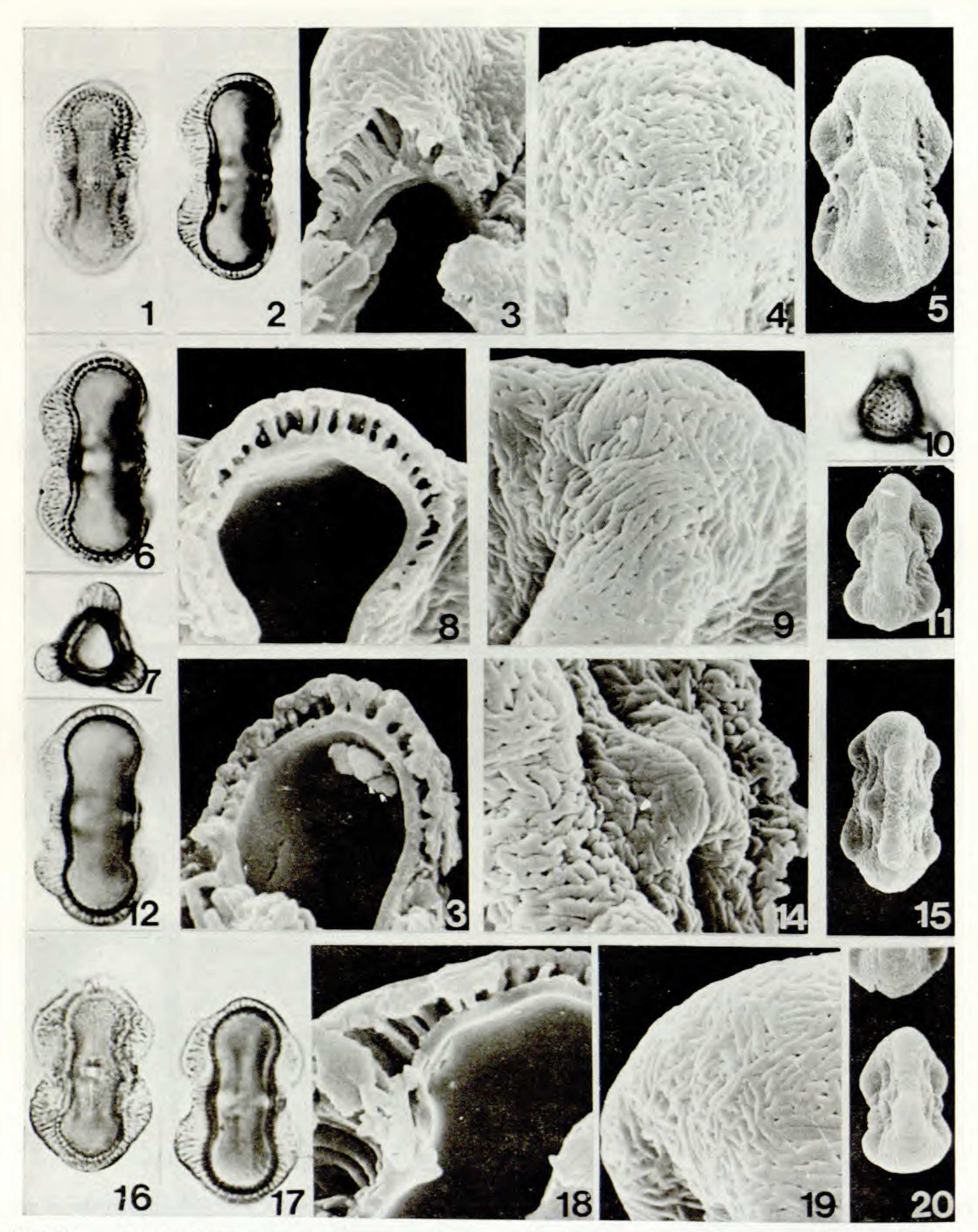
Pl. IX. — 1 à 4, *Artedia squamata* (1 : × 2 850 ; 2 : × 10 000 ; 3 et 4 : × 1 000). 5-6-9-10, *Agrocharis pedunculata* (5 et 6 : × 5 250 ; 9 : × 1 050 ; 10 : × 1 000). 7-11, *Agrocharis melanantha* (× 1 000). 8, *Torilis tenella* (× 1 000). 12 à 15, *Cuminum borzczowii* (12 : × 2 250 ; 13 : × 1 600 ; 14 : × 2 500 ; 15 : × 1 000).



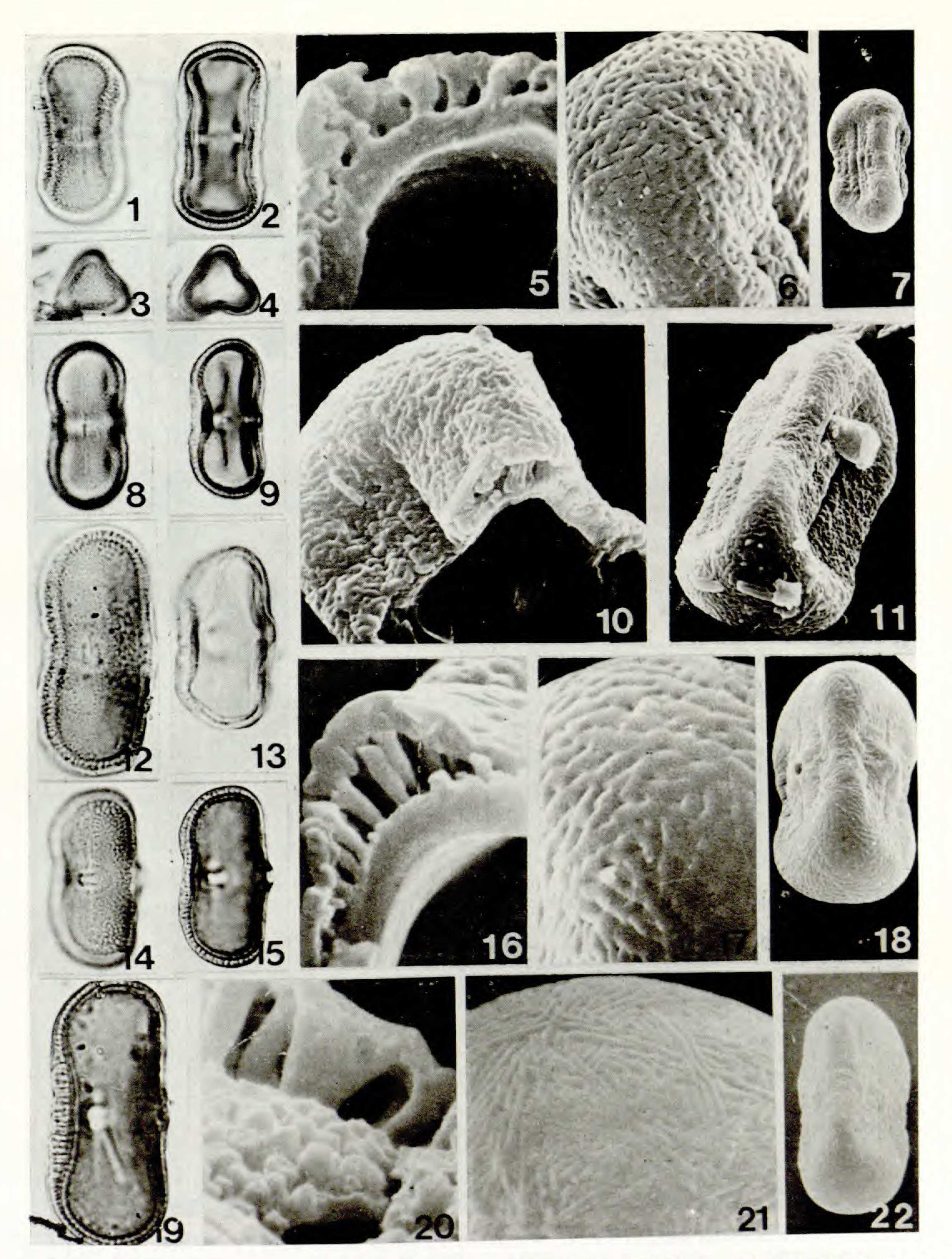
Pl. X. — 1 à 5, *Aphanopleura leptoclada* (1 et 2 : × 1 000 ; 3 et 4 : × 5 250 ; 5 : × 2 600). 6 à 10, *Aphanopleura trachycarpa* (6, 7 et 8 : × 1 000 ; 9 : × 3 000 ; 10 : × 1 150). 11 à 19, *Astrodaucus persicus* (11 à 15 : × 1 000 ; 16 : × 1 350 ; 17 : × 5 000 ; 18 : × 4 500 ; 19 : × 9 000).



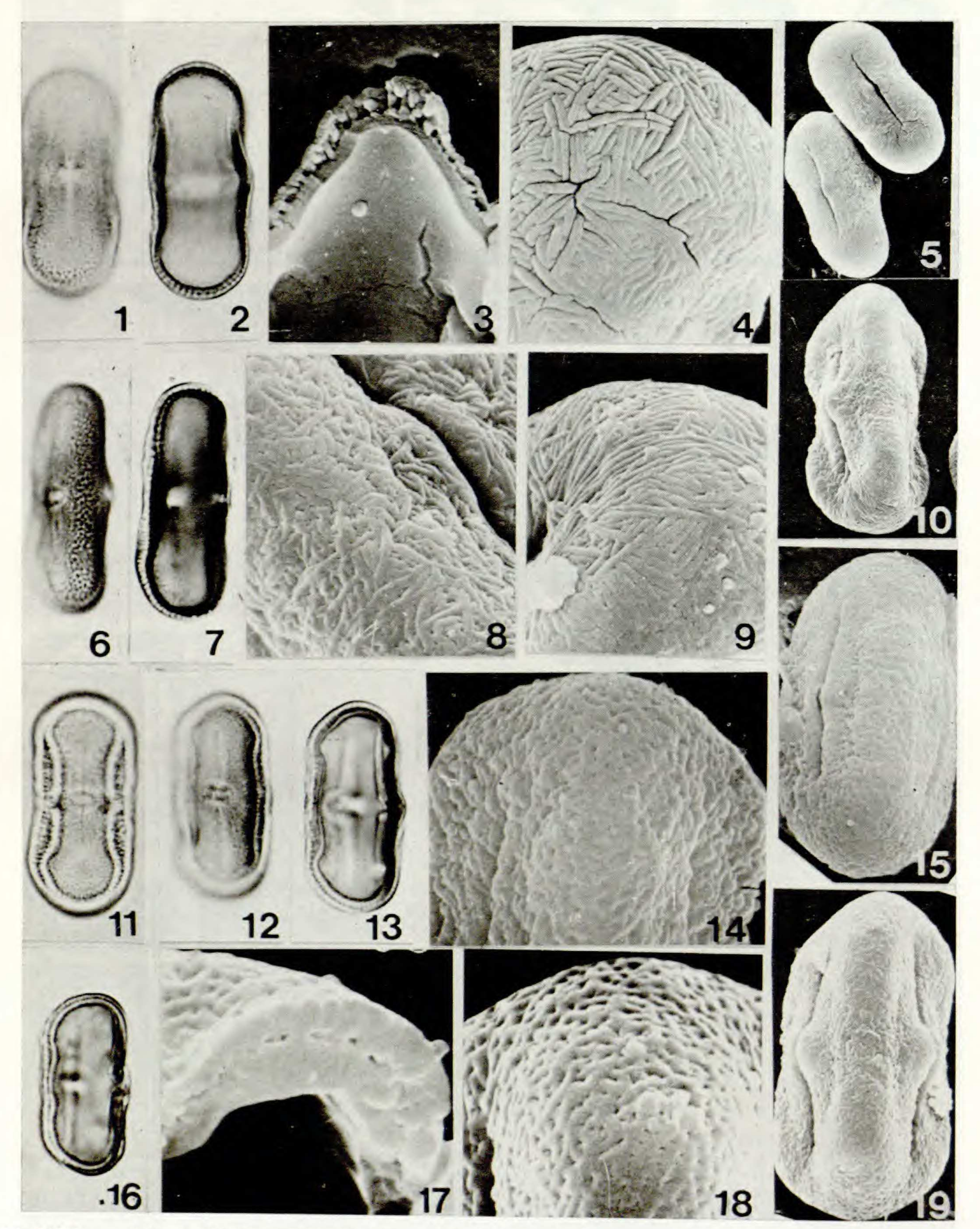
Pl. XI. — 1 à 5, *Ammodaucus leucotrichus* (1, 2 et 5 : × 1 000 ; 3 et 4 : × 5 000). 6 à 11, *Cuminum cyminum* (6, 7, 8 et 11 : × 1 000 ; 9 : × 10 000 ; 10 : × 5 000). 12 à 16, *Daucus setifolius* (12 et 13 : × 1 000 ; 14 : × 11 000 ; 15 : × 5 500 ; 16 : × 1 100). 17 à 22, *Szovitsia callicarpa* (17 à 20 : × 1 000 ; 21 : × 6 000 ; 22 : × 1 100).



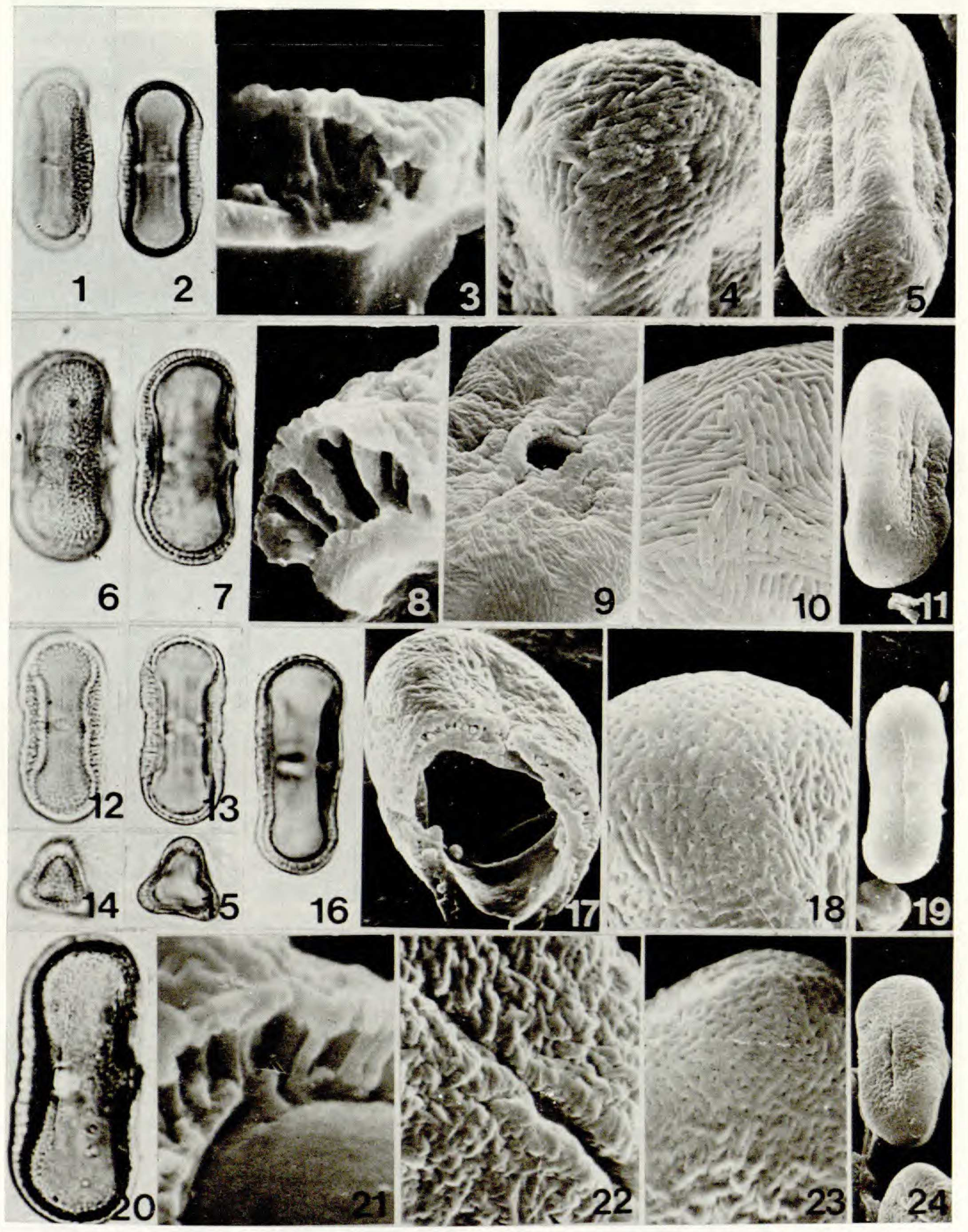
Pl. XII. — 1 à 5, *Psammogeton canescens* ssp. *canescens* (1 et 2 : × 1 000 ; 3 et 4 : × 5 000 ; 5 : × 1 500). 6 à 11, *Psammogeton canescens* ssp. *biternatus* (6, 7, 10 et 11 : × 1 000 ; 8 et 9 : × 5 000). 12 à 15, *Psammogeton canescens* ssp. *buschirensis* (12 : × 1 000 ; 13 et 14 : × 5 500 ; 15 : × 1 100). 16 à 20, *Psammogeton canescens* ssp. *cabulicus* (16, 17 et 20 : × 1 000 ; 18 : × 5 500 ; 19 : × 5 000).



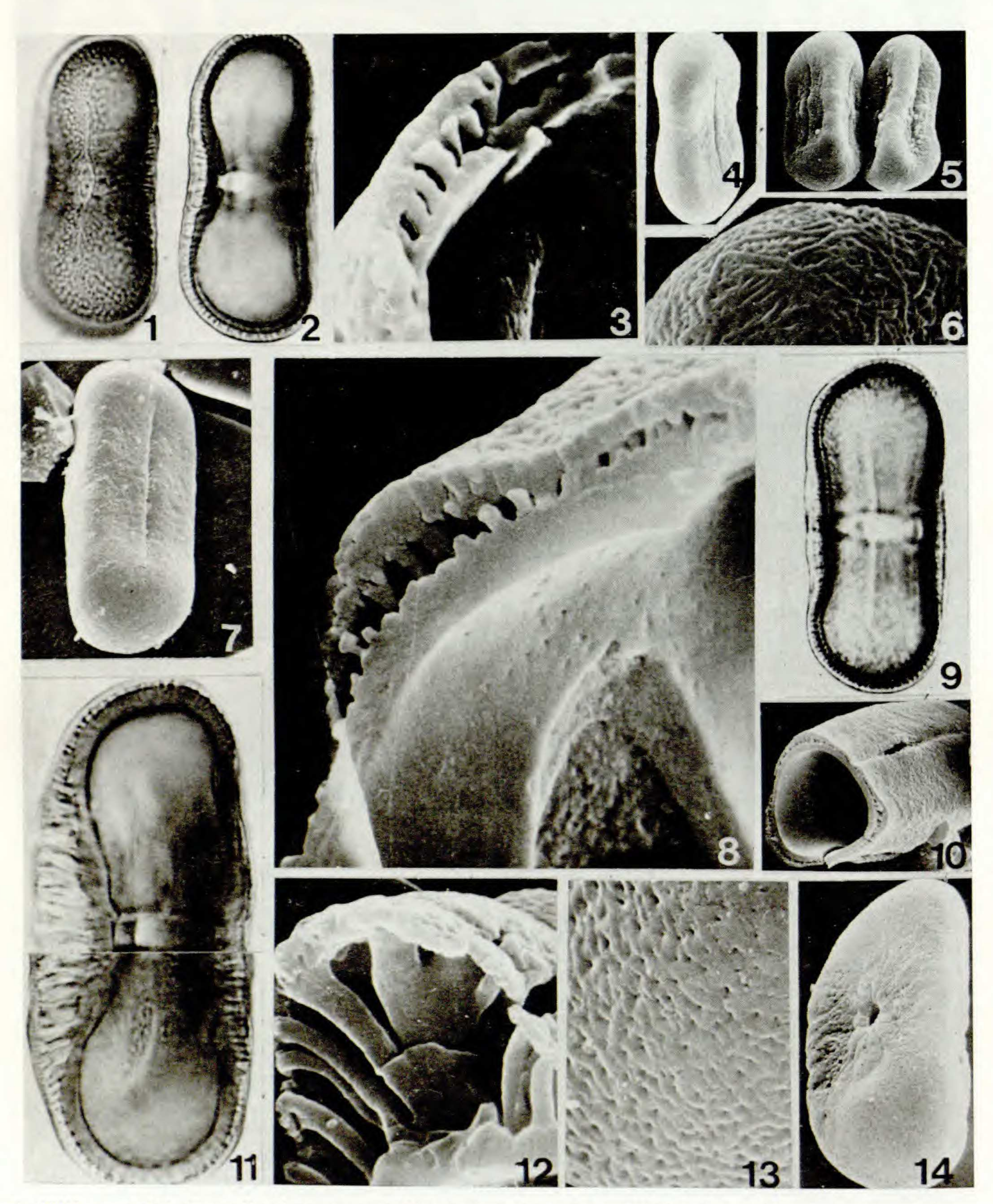
Pl. XIII. — 1 à 7, *Torilis arvensis* (1 à 4 : × 1 000 ; 5 : × 9 000 ; 6 : × 5 500 ; 7 : × 1 100). 8 à 11, *Torilis japonica* (8 et 9 : × 1 000 ; 10 : × 4 500 ; 11 : × 2 250). 12, *Cuminum setifolium* (× 1 000). 13, *Turgeniopsis foeniculaceae* (× 1 000). 14 à 18, *Daucus carota* (14 et 15 : × 1 000 ; 16 : × 11 000 ; 17 : × 8 250 ; 18 : × 2 000). 19 à 22, *Daucus muricatus* (19 : × 1 000 ; 20 : × 11 500 ; 21 : × 5 500 ; 22 : × 1 100).



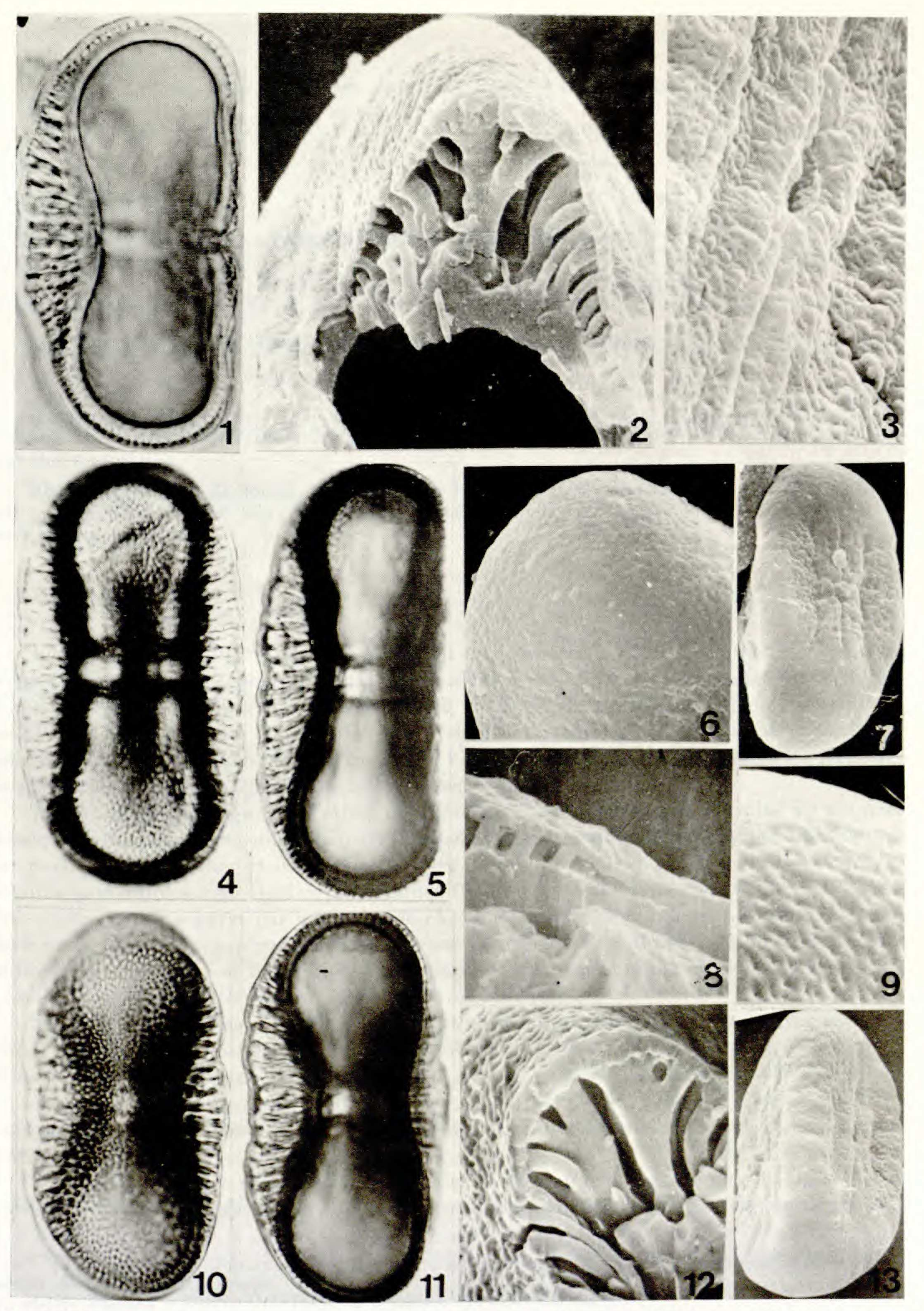
Pl. XIV. — 1 à 5, *Kozlovia paleacea* (1 et 2 : × 1 000 ; 3 : × 4 750 ; 4 : × 4 500 ; 5 : × 900). 6 à 10, *Pachytaenium mirabile* (6, 7 et 10 : × 1 000 ; 8 et 9 : × 5 000). 11, *Torilis leptocarpa* (× 1 000). 12 à 15, *Torilis leptophylla* (12 et 13 : × 1 000 ; 14 : × 5 500 ; 15 : × 2 750). 16 à 19, *Torilis nodosa* (16 : × 1 000 ; 17 : × 10 000 ; 18 : × 7 500 ; 19 : × 2 500).



Pl. XV. — 1 à 5, *Exoacantha heterophylla* (1 et 2 : × 1 000 ; 3 : × 10 500 ; 4 : × 5 500 ; 5 : × 2 750). 6 à 11, *Daucus aureus* (6 et 7 : × 1 000 ; 8 et 10 : × 5 500 ; 9 : × 2 750 ; 11 : × 1 100). 12 à 15, *Torilis ucranica* (× 1 000). 16 à 19, *Angoseseli mossamedensis* (16 : × 1 000 ; 17 : × 2 750 ; 18 : × 5 500 ; 19 : × 1 100). 20 à 24, *Daucus litoralis* (20 : × 1 000 ; 21 : × 10 000 ; 22 et 23 : × 4 750 ; 24 : × 950).



Pl. XVI. — 1 à 4, *Caucalis platycarpos* (1, 2 et 4 : × 1 000 ; 3 : × 10 000). 5 et 6, *Chaetosciadium tricospermum* (5 : × 550 ; 6 : × 5 500). 7 à 10, *Orlaya grandiflora* (7 et 9 : × 1 000 ; 8 : × 8 250 ; 10 : × 1 100). 11 à 14, *Turgenia* subg. *Lisaea heterocarpa* (11 et 14 : × 1 000 ; 12 : × 5 000 ; 13 : × 5 500).



Pl. XVII. — 1 à 3, *Turgenia* subg. *Turgenia latifolia* (1 : × 1 000 ; 2 : × 3 000 ; 3 : × 3 750). 4 à 8, *Turgenia* subg. *Lisaea papyracea* (4 et 5 : × 1 000 ; 6 : × 2 875 ; 7 : × 1 150 ; 8 : × 5 000). 9 à 13, *Turgenia* subg. *Lisaea strigosa* (9 : × 6 750 ; 10, 11 et 13 : × 1 000 ; 12 : × 5 000).